ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 79

6

ИЮНЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера А. Е. Васильев

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *О. И. Буркова* и *И. А. Крайнева*

Оригинал-макет изготовлен
в Издательском компьютерном
центре «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел. (812) 213-35-59

Компьютерная верстка С. В. Павловой

Сдано в набор 07.04.94. Подписано к печати 23.09.94. Формат $70 \times 100^1/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10.73.
Усл. кр.-отт. 11.05. Уч.-изд. л. 12.20. Тираж 1336. Тип. зак. 319. С. 857.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.5 : 001

Б. А. Юрцев

РАЗВИТИЕ ИДЕЙ И НАУЧНЫХ НАЧИНАНИЙ А. И. ТОЛМАЧЕВА В СОВРЕМЕННОЙ БОТАНИКЕ [1]

B. A. YURTSEV. THE DEVELOPMENT OF THE IDEAS AND SCIENTIFIC INITIATIVES OF A. I. TOLMACHEV IN THE MODERN BOTANY

Дан краткий биографический очерк жизни и научного творчества А. И. Толмачева (1903—1979) — выдающегося русского ботаника, основателя отечественной школы сравнительной флористики. Статья посвящена развитию в современной ботанике идей и начинаний А. И. Толмачева в области арктической флористики, восстановления истории флоры и ландшафтов Арктики, происхождения темнохвойной тайги и высокогорных флор Северного полушария, а также новейшему развитию концепции и метода конкретной флоры.

Прошло 90 лет со дня рождения нашего выдающегося ботаника Александра Иннокентьевича Толмачева: он родился 21 сентября 1903 г. в Санкт-Петербурге. 16 ноября 1993 г. исполнилось 14 лет со дня, когда его не стало. А. И. прожил 76 лет, из которых несколько последних был прикован к постели.

Время идет быстро, в науку приходят новые люди, круг ботаников, работавших с Толмачевым или просто знавших его лично, сужается. Эта статья — одновременно и долг памяти учителю и старшему другу, и обращенный к молодому поколению ботаников рассказ об истоках и истории развития некоторых научных идей и направлений, связанных с именем А. И. Толмачева.

Детство и отрочество А. И. Толмачева прошли в семье деда — выдающегося отечественного ученого-геолога, президента АН СССР с 1917 по 1936 г. Александра Петровича Карпинского. Отец — также русский геолог Иннокентий Павлович Толмачев — известный исследователь севера Восточной Сибири и Чукотки; его сведения об отсутствии следов оледенения на севере Восточной Сибири послужили одним из истоков оригинальной концепции А. И. о происхождении арктической флоры. 12-летним мальчиком А. И. Толмачев коллекционировал бабочек; позднее поступил в Ленинградский университет на кафедру орнитологии и одновременно стал работать препаратором в Гербарии Главного ботанического сада РСФСР у Б. А. Федченко, поручившего ему обработку бразильских коллекций Риделя; результатам этих обработок посвящены первые публикации Толмачева (1921). Так начался ленинградский период его научной жизни.

С конца лета 1920 г. (первая поездка на Белое море) он ежегодно принимает участие в экспедициях на европейский Север, а затем и в западные районы Сибирской Арктики. Решающее значение в профессиональной переориентации А. И. на ботанику имела экспедиция на Новую Землю (1923, 1924 гг.) с

[1] Доклад, прочитанный 16 декабря 1993 г. на заседании секции флоры и растительности Российского ботанического общества, посвященном памяти вице-президента Общества А. И. Толмачева.

зимовкой на Полярной обсерватории «Маточкин Шар» (вторая зимовка ботаника в Арктике). По возвращении в Ленинград он оставляет орнитологию, становится ученым секретарем Полярной комиссии АН СССР и одновременно сотрудником Ботанического музея АН СССР. С февраля 1928 г. по февраль 1929 г. 25-летний Толмачев возглавил Таймырскую экспедицию АН СССР, где была выношена идея «конкретной флоры». Из этой экспедиции он привез готовой значительную часть рукописи своей классической работы «Флора центральной части Восточного Таймыра», опубликованной вскоре в трех выпусках «Трудов Полярной комиссии» (Толмачев, 1932, 1935). С 1934 по 1942 г., будучи назначенным председателем Бюро по изучению Северного края при Полярной комиссии (вскоре Бюро было преобразовано в Северную базу АН СССР), Толмачев живет в Архангельске, затем в Сыктывкаре. Продолжает исследования флоры европейского Северо-Востока, уделяет внимание изучению сорной флоры Севера.

Следующий, среднеазиатский, период А. И. (1942—1947 гг.) был связан с Душанбе, где он был заместителем председателя Таджикского филиала АН СССР. Приехав в Среднюю Азию после работы в Арктике, А. И. уделяет особое внимание изучению высокогорных флор (Гиссарский хр., Бадахшан, Памир), осмысливая многообразие высокогорных ландшафтов Северного полушария, их растительности и флор, многообразие путей их формирования, их истоки в невысокогорных формациях (Толмачев, 1948).

Следующий период (с осени 1947 г. до конца 1955 г., т. е. до окончательного возвращения в Ленинград) может быть назван сахалинским. Работая в Сахалинском филиале АН СССР, Толмачев покрывает весь остров маршрутами ботанических экспедиций, исследует все высотные пояса растительности, в том числе, конечно, гольцы. Помимо многочисленных публикаций по флоре и растительности Сахалина Толмачев, столкнувшись с богатой и достаточно оригинальной горной темнохвойной тайгой севера Восточной Азии, проводит широкое ботанико-географическое и флорогенетическое исследование, а затем публикует яркий и весомый (по богатству фактов и идей) труд — монографию «К истории возникновения и развития темнохвойной тайги» (Толмачев, 1954).

Второй (последний) ленинградский период (с 1956 по 1979 г.) явился апофеозом в раскрытии незаурядных творческих способностей Толмачева. Он переходит в штат Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), в состав нового сектора Севера отдела геоботаники, для подготовки и издания «Арктической флоры СССР» по инициативе другого видного арктического ботаника Бориса Анатольевича Тихомирова. Важной вехой в жизни Толмачева явилось занятие им в конце 1957 г. поста заведующего кафедрой систематики высших растений (ныне кафедра ботаники) Ленинградского университета. В ЛГУ он читает ряд ведущих курсов, руководит многочисленными аспирантами и дипломниками, а один срок был и деканом биологического факультета. В этот период круг научных, научно-организационных и научно-общественных интересов и занятий Толмачева необычайно расширился, в частности он вошел в руководящие органы Всесоюзного ботанического общества (ВБО), Географического общества СССР, Всесоюзного палеонтологического общества. Он проводит самые разные совещания, редактирует разнообразные издания, делает многочисленные доклады. Но он никогда не был бюрократом от науки, оставался прежде всего исследователем, а до 1972 г. включительно (выезд на плато Путорана, Северная Сибирь) — полевым работником. Он участвует в ботанических экскурсиях в разные страны (в том числе в Канаду, Индию, Гану).

Нельзя не упомянуть и успешной деятельности Толмачева в основанной и руководимой им Комиссии по изучению флоры и растительности высокогорий ВБО, проведшей девять всесоюзных совещаний с обязательными экскурсиями в высокогорья и издавшей столько же сборников трудов этих совещаний.

К тому периоду относится и основная масса публикаций А. И.,[2] в том числе его учебники для вузов «Основы учения об ареалах» (1962б) и «Введение в географию растений» (1974), основанные прежде всего на богатейшем личном опыте Толмачева-исследователя.

Особую страницу в биографии А. И. составляет широкая поддержка им сотрудников периферических учреждений АН СССР и вузов, сопровождавшаяся нескончаемым паломничеством к нему приезжих ботаников из разных частей страны.

В творчестве А. И. Толмачева поражают и привлекают широта и щедрость интеллекта, свежесть и порой искрометность мысли. Для него были характерны также страстность в науке (как и в жизни), творческое вдохновение. Вот одно из высказываний Толмачева на юбилейном заседании Ученого совета биофака ЛГУ по поводу его 70-летия: «...сердце его (ученого) должно биться не на рыбьей крови». Зачитываемым им докладам и статьям были подчас свойственны длинные («немецкие») периоды, но его выступления в прениях, ответы на вопросы поражали точностью, меткостью, полнокровностью русского языка. Секрет неутомимости Толмачева, его высокой научной продуктивности — способность переключаться с одного занятия на другое; он считал это своеобразной формой отдыха (недаром отделы кадров БИН и ЛГУ имели претензии к А. И.: он практически не брал отпуска или брал его в университете, чтобы вплотную заняться в БИН работой над «Арктической флорой СССР»). Такое переключение, возможно, замедляло выполнение каждой данной работы, но зато расширяло базу для осмысления: разные направления творчества полифонически переплетались, взаимно обогащая друг друга.

Когда Толмачеву в одной из анкет нужно было кратко определить свою основную область занятий, он написал: «...ботанико-географ». Для Толмачева-исследователя и мыслителя в это определение входили (помимо специфического синтеза биологического и географического подходов к ботаническим объектам) флористика (теория и практика) и география растений (в том числе ареалогия), элементы геоботаники в широком понимании (в частности, формационный анализ, изучение зональности и поясности растительности), флорогенетика (в том числе ботанико-географическая и экологическая интерпретация данных палеонтологии и палеоботаники), систематика (включая филогенетический анализ родов и других таксонов). По его словам, он попытался экологизировать историческую географию растений и внести историческое начало в экологическую. Он стремился наблюдать непосредственно в природе критический зимний период жизни растений (этому способствовали две зимовки в Арктике и пребывание в течение нескольких лет в Средней Азии и на Сахалине).

Мне уже приходилось отмечать редкую способность А. И. завоевывать умы, т. е. «обращать в свою ботаническую веру» представителей разных научных школ. Этому способствовали и притягательность самих идей, и личное обаяние, и масштаб личности, и талант Толмачева, а также его подлинный демократизм (происходящий от его высокой интеллигентности) в обращении с самыми разными по подготовке, жизненному опыту и возрасту собеседниками — от студентов до маститых ученых. Вероятно, именно привлечение молодых умов (наряду с плодотворностью самих идей) обеспечило его основным идеям долгую жизнь и развитие.

В основной части статьи я постараюсь сжато осветить судьбу некоторых идей и основных научных начинаний Толмачева в современной ботанике.

---

[2] Полный список опубликованных работ А. И. Толмачева см. в статьях: Петровский и др., 1963; Юрцев, 1974в.

Изучение флоры Арктики (и других северных территорий) — главная тема А. И., прошедшая через всю его жизнь. Его перу принадлежит большая серия конкретных публикаций по флоре различных районов Восточноевропейской и Сибирской Арктики. Наиболее значительной является ставшая классической работа «Флора центральной части Восточного Таймыра» (1932, 1935) с выходом в теорию сравнительной флористики и в арктическую флорогенетику. Мысли о генезисе изучаемой региональной флоры и экологические наблюдения исследователя-натуралиста встречаются и в большинстве остальных его флористических работ, посвященных Арктике. Другая значительная серия публикаций — работы по систематике ряда северных групп растений. А. И. внес большой вклад в систематику северных маков, рода *Draba* (этот род обработан им для 8-го тома «Флоры СССР» (Толмачев, 1939а), как и арктоальпийский подрод (ныне род) *Gastrolychnis* — для 6-го тома (Толмачев, 1936)); известны также его работы по систематике *Polemonium*, *Ledum*, *Caltha*, *Cerastium*, камнеломок родства *Saxifraga flagellaris* и др.

Синтезом обоих направлений — флористического и систематического — явился коллективный труд «Арктическая флора СССР» (1960—1987), носящий отпечаток творческого почерка Толмачева, основного автора и ответственного редактора первых семи выпусков («единоличного» автора I и IV выпусков). «Флора» эта выделяется в ряду других «флор» ярко выраженным ботанико-географическим характером, насыщенностью эколого-геоботанической и ареалогической информацией о каждом таксоне, таксономическими комментариями, экскурсами в вопросы генезиса видов. Еще одна особенность: «Арктическая флора СССР» создавалась в основном арктическими флористами (с привлечением монографов), и в ней широко использованы полевые наблюдения над морфологическими и биологическими особенностями видов, их изменчивостью. Сам А. И. не дожил до выхода в свет VIII выпуска (1980 г.). Но созданный им творческий коллектив за последующие 7 лет завершил работу (1987 г.) в полном соответствии с установками Толмачева, а в 1989 г. группа авторов «Арктической флоры СССР» (сам А. И., увы, посмертно) получила Государственную премию СССР. Ныне этот труд целиком переводится на английский язык в Канаде и будет издан в нескольких томах издательством «Alberta University Press».

Однако на этом история данного начинания А. И. не прерывается. В конце 1988 г. в Ленинграде во время Международного совещания по научному сотрудничеству в Арктике мною было высказано предложение о создании «Панарктических флор» по всем крупным группам растений (Yurtsev, 1990; Юрцев, 1992а, б) на основе международной кооперации. Американский зоолог R. Hoffmann (1990) тогда же внес предложение о создании компьютерных баз данных по более полно изученным группам растений и животных Арктики (сосудистые растения, млекопитающие, птицы, рыбы). Из синтеза двух инициатив возник новый разветвленный международный проект «Панарктическая биота», ныне в основном уже сформировавшийся организационно. В частности, начато создание компьютерной базы данных, спаренной с таковой аляскинского центра в Фэрбэнксе; начаты также работы по созданию критического аннотированного списка флоры циркумполярной Арктики по сосудистым растениям (наши коллеги из отдела лихенологии и бриологии подготовили первые версии таких чеклистов, но пока для Российского сектора Арктики).

Выяснилось, что в других приарктических странах силы арктических флористов распылены и в настоящее время очень невелики, поэтому только группа «Арктической флоры СССР» способна подготовить первую версию чеклиста циркумполярной флоры и представить ее на критическое обсуждение зарубежным коллегам. Одна из главных целей этой работы — преодоление существующего разнобоя таксономических традиций в разных секторах Арктики

из-за чрезвычайно урезанного в прошлом обмена гербарными образцами и публикациями между ботаниками разных приарктических стран.

Коллективная работа над «Арктической флорой СССР» способствовала выходу также других важных научных произведений. В самом начале подготовки этого издания Толмачев (1956) предложил рабочее районирование области «Арктической флоры СССР» (а для целей описания распространения растений в зарубежной Арктике — и районирование последней), подчеркнув, что это районирование носит предварительный характер. Позднее, в начале 70-х годов, группа помощников Толмачева (Б. А. Юрцев, О. В. Ребристая) при его участии по заказу редколлегии нового отечественного «Атласа Арктики» (1985) начала работать над флористическим районированием циркумполярной Арктики, приняв несколько суженную трактовку Арктической флористической области (АФО), отличавшуюся от первоначальной трактовки А. И. Из АФО были исключены Мурман, Арктическая Скандинавия, Исландия, Южная Гренландия и анадырско-корякская подзона крупных стлаников. При этом ставился вопрос о возможности включения этих территорий в Арктическую область вместе с Командорскими и Алеутскими островами на правах двух подобластей — Североатлантической и Северопритихоокеанской — с сильно бореализованными флорами океанического типа, отсутствием мерзлоты, урезанным участием в растительном покрове тундровой растительности. Были выделены 7 провинций с подразделением их на 20 подпровинций, причем впервые для Арктики все выделы были обоснованы списками дифференциальных и ко-дифференциальных таксонов. По-новому, с широких позиций, включая учет особенностей видообразования и флорогенеза, направлений адаптивной эволюции, дано обоснование статуса флористической области для Арктики, принимавшегося и ранее многими исследователями, но без подробного, разностороннего обоснования; сам же подход к обоснованию был намечен Толмачевым (1957б) в его докладе на II Делегатском съезде ВБО. Наконец, была дана флорогенетическая интерпретация новой схемы районирования. Результаты этой коллективной работы, отнюдь не устаревшие и сейчас, несмотря на быстрое накопление свежей флористической информации по Арктике, легли в основу доклада «Флористическое ограничение и разделение Арктики» (Юрцев, Толмачев, Ребристая, 1978) на одноименном симпозиуме в рамках XII Международного ботанического конгресса в июле 1975 г. в Ленинграде. Материалы симпозиума опубликованы в расширенном виде как сборник «Арктическая флористическая область» (1978). Несколько модифицированная версия доложена мною на Международном совещании по классификации растительности циркумполярной Арктики (март, 1992 г., Boulder, США; Yurtsev, 1992) и ныне положена в основу рабочего районирования в ботанических проектах «Панарктической флоры».

Одни из самых замечательных страниц в научном творчестве А. И. связаны с его теорией происхождения арктической флоры. Суть идеи, впервые высказанной Толмачевым (1927) в журнале «Природа» в статье «О происхождении тундрового ландшафта» как раз перед началом Таймырской экспедиции и основательно аргументированной ботаническими фактами в классической «Флоре центральной части Восточного Таймыра» (ч. 1, 1932), заключалась в том, что основа арктической флоры современного типа, а также другие компоненты арктического ландшафта (морозные немногоснежные зимы, вечная мерзлота, тундровая растительность) сформировались вне области покровных оледенений Приатлантического сектора и к северу от оледеневавших субарктических нагорий Восточной Сибири и запада Северной Америки — на избежавших оледенения обширных целостных территориях севера Якутии, Западной Чукотки и Канадского Арктического Архипелага, площадь которых в то время была сильно расширена из-за гляциоэвстатического осушения полярного шельфа. Ареалогический анализ позволил выявить первоначальное (эоарктиче-

ское = древнеарктическое) ядро арктической флоры, состоявшее из древневысокогорных видов растений позднетретичной Арктики и из нетаежных, интразональных компонентов бореальных флор; последние существенно трансформировались (отчасти деградировали) в период резкого похолодания и усиления континентальных черт климата, ужесточения вечной мерзлоты. Это ядро, по мнению Толмачева, было бедно и включало в себя контрастные экологические типы — растения снежников и растения выпуклых участков со сдуваемым зимой снегом и ветровой корразией (вспомним его наблюдения во время зимовки на Новой Земле: Толмачев, 1939б). Позднее к этим двум группам Толмачев добавил еще некоторые виды мезоморфных и гидроморфных растений. В течение богатого переменами четвертичного периода это исходное ядро пополнилось внедренцами с более южных территорий — как криофитами (расселявшимися по хребтам), так и бореальными видами и даже степными (аркто-степной элемент). Конструируя эту гипотезу, Толмачев ссылался на работы американского ботаника M. Fernald (1929) о ледниковых рефугиумах в приатлантической Канаде. Позднее шведский ботаник E. Hultén (1937) в своей концепции эквиформных ареалов как отражения переживания растениями в рефугиумах ледникового периода ссылался на Fernald (1929) и Толмачева. (К сожалению, некоторые современные американские ботаники забыли или просто не знают работы Толмачева и строят свои рассуждения о происхождении арктической флоры на весьма ограниченной фактической базе).

Толмачев (1927, 1932, 1948, 1952, 1957б, 1960, 1962а, 1964а) неоднократно возвращался к своей первоначальной концепции, добавляя все новые штрихи. Так, в дополнение к арктоальпийским дизъюнкциям введено понятие об арктоальпийской параллельной дифференциации криофильных видов в Арктике и южных высокогорьях от микротермного бореального или бореально-степного предка (Толмачев, 1962а). В статье Толмачева (1964б) высказано важное положение, что обезлесение Арктики должно было произойти значительно раньше формирования арктических ландшафтов современного типа вследствие летнего похолодания при Арктическом океане, еще не ставшем постоянно ледовитым; оно проходило стадию ландшафтов корякского или северокурильского типа с каменноберезняками, ольховниками, ивняками и т. д., сформировавшимися, по мнению Толмачева, непосредственно из листопадного аркто-третичного леса (минуя стадию тайги). Существенные новации появились в совместном выступлении Толмачева и Юрцева (1970) в 1968 г. на Всесоюзном совещании «Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие флор и фаун арктических территорий и акваторий» (все доклады опубликованы в большом сборнике «Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое» (1970)). Это было комплексное палеогеографическое совещание с широким участием геологов, ботаников, зоологов, палеобиологов, палеоклиматологов, мерзлотоведов, инициаторами же были ботаники из группы «Арктической флоры СССР». В докладе впервые приведены аргументы в пользу наличия в прошлом темнохвойно-таежной фазы в истории Арктики и названы ее возможные реликты; подчеркнут гипоарктический характер первичных безлесных ландшафтов равнинной Арктики; акцентировано внимание на связи существующих арктических ландшафтов современного типа с устойчивой ледовитостью Полярного бассейна (время формирования нетающего ледовитого покрова Арктики оценено в ~1 млн лет назад (л. н.)); подчеркнуто региональное своеобразие истории флоры разных секторов Арктики.

К настоящему времени появился хороший материал — палеоботанический (макроостатки, пыльца) и палеонтологический (жуки: надкрылья), документирующий наличие фазы темнохвойной тайги в плиоценовой Арктике, ее Берингийском секторе, Канадском Арктическом архипелаге, Исландии (см. обзорные статьи: Юрцев, 1972; Прилепский, 1993, а также: Hopkins et al., 1971; Ахметьев и др., 1987; Fyles, 1990; Matthews, Ovenden, 1990). Для

позднего миоцена реконструируется переходная фаза широколиственно-темнохвойных лесов. Для нас особенно важно обнаружение на северо-западной и северной оконечностях Канадского архипелага и северной оконечности Грендандии в отложениях, датируемых интервалом 2—2.5 (до 3) млн. л. н., комплексов сосудистых растений, мхов и насекомых, что дает возможность реконструировать весьма своеобразный вариант первичной хвойной лесотундры (Bennike, Böcher, 1990; Matthews, Ovenden, 1990). Хвойные деревья были представлены многими видами: в Канадском архипелаге — *Picea* типа *glauca* (*P. banksii* Hills et Ogilvie), *P. mariana, Abies, Tsuga, Larix* типа *occidentalis* (*L. groenlandiae* Bennike, sect. *Multiseriales*), сосны обоих подродов, *Thuja occidentalis*; на севере Гренландии (Bennike, Böcher, 1990) — *Picea mariana, Larix groenlandiae, Thuja occidentalis, Taxus* sp., гипоарктический элемент представлен *Alnus* (*Alnobetula*) *crispa* и его паразитом *Boschnjakia rossica*, видами *Salix*, видом *Betula* из секции *Nanae* (присутствует и вид из секции *Albae*), кустарничками *Ledum palustre* s. l., голубикой, брусникой, *Andromeda polifolia, Chamaedaphne, Oxycoccus, Empetrum nigrum* s. l., *Myrica arctogale* Bennike, некоторыми травами (например, *Ranunculus lapponicus, Selaginella selaginoides, Cornus canadensis, Rubus chamaemorus, R. arcticus*); арктический (арктоальпийский элемент) — кустарничками (*Dryas actopetala, Cassiope tetragona, Salis reticulata*), различными травянистыми растениями (*Saxifraga oppositifolia, Oxyria digyna, Ranunculus hyperboreus, Papaver* sect. *Scapiflora, Gastrolychnis affinis, Cerastium alpinum* s. l., *Hedysarum* sp.). Особый колорит этим лесотундровым флорам придает присутствие отдельных «экзотов» — *Epipremnum crassum* и *Aracites globosa* (предположительно из аралиевых), вида *Comptonia, Physocarpus* sp., *Decodon* sp. и др., обитавших в поймах рек, текущих с юга (проливов между островами и архипелагами еще не существовало). Найден богатый ансамбль мхов и насекомых, среди них ряд арктических видов. Можно не сомневаться в том, что Арктический океан в то время еще не был покрыт нетающим льдом.

Сходные, но намного более бедные по видовому составу комплексы реконструируются для плиоценовой Исландии: в интервале (5.5)—3.5 (3) млн л. н. (слеттъюлекурский горизонт) — обедненная хвойная лесотундра с *Abies, Picea, Pinus, Larix occidentalis* s. l. (макроостатки и пыльца; невысокое содержание последней свидетельствует об угнетенности и общей малой роли древостоя в ландшафте; несколько бóльшую роль играли березы секции *Albae*), с доминированием ольховников (*Alnus viridis* из подрода *Alnobetula*) и ивняков (*Salix glauca* и др.), в меньшей степени — сообществ карликовой березы (sect. *Nanae*); доминирование пыльцы трав свидетельствует о повышенной роли лугов и травяных болот. После 3 млн л. н. (до 1.8—2 млн л. н. — верхнетьёднесский горизонт; в стратиграфической зоне Serripes с появлением тихоокеанских моллюсков и фораминифер в Северной Атлантике и началом формирования горных ледников в Исландии) формируются безлесные ландшафты с чередованием зарослей ольховника, кустарниковых ивняков из *Salix glauca, S. lanata, S. philicifolia*, берез секции *Nanae*, с гипоарктическими кустарничковыми тундрами («пустошами») и северными лугами. Арктоальпийский элемент представлен *Dryas octopetala, Salix herbacea, Polygonum viviparum*. Хорошо представлен и комплекс эрикоидных кустарничков. Именно такой вариант наиболее соответствует картине первичного обезлесения Арктики, согласно Толмачеву (1964б) (см. также: Юрцев, 1966).

Y. Herman и D. Hopkins (1980) путем анализа донных осадков Арктического океана пришли к заключению, что режим постоянного ледового покрова появился 1 млн л. н., это почти совпадает с сугубо ориентировочной оценкой Толмачева.

В настоящее время палеогеографическая толмачевская концепция происхождения арктической флоры сохраняется в главном, но она обогатилась

новыми элементами. А. И. был склонен недооценивать значение приберингийских территорий для генезиса арктической флоры, следуя в этом вопросе взглядам В. Б. Сочавы (1933), считавшего, что здесь концентрируются чуждые остальной Арктике специфические, в основном более южные виды. Результаты новых исследований в Берингийском секторе (на Чукотке и Аляске), выделяющемся повышенным (для Арктики) эндемизмом и многообразными связями как с континентальными, так и с океаническими криофитными флорами соседних и более отдаленных территорий, показали особую роль Берингии в арктическом флорогенезе и позволили предложить гипотезу взаимодействия в Берингии континентальных, субокеанических и океанических комплексов на фоне циклических изменений климата вследствие общеземных причин, а также периодического осушения и погружения обширной Берингийской суши. Таким образом, Эоарктика Толмачева вошла в качестве важного зонального звена в Мегаберингию, как более крупную флорогенетическую единицу (Юрцев, 1974а, 1976, 1986). В работах В. В. Петровского (1988а, б) и Б. А. Юрцева (1987б) показано, в частности, особое значение о-ва Врангеля как арктического флорогенетического узла в пределах Мегаберингии и Эоарктики.

Исследования Толмачева (1962а) и его учеников (Юрцев, 1968, и др.) заставляют не согласиться с нередко высказываемым мнением о том, что арктическая флора — обедненный дериват богатых альпийских флор внутренней Азии; в то же время они показали существование в прошлом самого тесного обмена, флорогенетическое единство флор субарктических высокогорий (таких как горы Скандинавии, Хибины, Северный и Приполярный Урал, плато Путорана, Верхоянье, Колымское нагорье, Камчатка) с флорой Арктики, становление которой как циркумполярной зоны связало воедино северные высокогорья. Совместный эндемизм Арктики и примыкающих к ней высокогорий Субарктики (с господством тундровых формаций) достаточно высок и на родовом уровне. Так появилась флорогенетическая концепция Метаарктики (Юрцев, 1977) как сложной, но в ряде отношений целостной биогеографической единицы.

Необходимо хотя бы вкратце сказать о развитии идей А. И. Толмачева о происхождении темнохвойной тайги и высокогорных комплексов Северного полушария.

Развивая гипотезу горного и неарктического происхождения темнохвойной тайги как формации и флористического (флороценотического) комплекса, А. И. имел вполне конкретных и сильных оппонентов (взгляды которых разделялись многими другими ботаниками) — М. Г. Попова (1949), считавшего, что тайга сложилась как бореальный комплекс в высокой Арктике из смешанного арктотретичного леса через фазу пребореального неморального леса, и В. Б. Сочаву (1944), полагавшего, что этот процесс происходил не в Арктике, а на равнинах умеренного пояса в плиоцен-плейстоценовое время; точку зрения Сочавы поддерживали и некоторые палеоботаники (Ананова, 1966). Существовала также компромиссная гипотеза о первичном становлении тайги в умеренно высоких широтах в Берингии (например: Криштофович, 1936; Вульф, 1944).

В своей замечательной книге «К истории возникновения и развития темнохвойной тайги», представляющей собой образцовое флорогенетическое исследование, А. И. показал, что темнохвойная тайга как формация имеет в Северном полушарии свою специфическую эколого-географическую нишу не только в геологически молодой таежной зоне (с разрывом в Восточной Сибири, где ее замещает еще более молодая как зональное явление светлохвойная лиственничная тайга), но и в верхнем лесном поясе гор в различных странах с сезонной дифференциацией холодноумеренного климата; что ее систематический состав в основе независим от такового типично неморального

листопадного леса, где играют заметную роль таксодиевые, а не сосновые хвойные, и мог быть старше (по крайней мере, не моложе) основного контингента лесообразователей неморального леса (предположительно мелового возраста); что темнохвойная теневая тайга с ее специфическим ценотическим строем (где в древостое содоминировать могут лишь виды разных родов, а виды одного рода — ели, пихты, тсуги, как правило, замещают друг друга в связи с изменением континентальности или теплообеспеченности климата) дает приют весьма специфическому набору спутников из числа кустарничков и таежного мелкотравья, где много представителей олиготипных или даже монотипных родов, что свидетельствует о ее древней обособленности от неморального леса. При этом ареал многих таежных трав намного шире такового древесных пород, а состав наземных мхов почти идентичен в отдаленных районах. Толмачев считал, что его тоненькая книжка о тайге будет лишь вступлением к серии региональных монографий о тайге отдельных горных стран; к сожалению, его идея еще не осуществлена.

Наиболее существенный прирост знаний об истории темнохвойной тайги пока связан с работами палеоботаников. Эти работы отчасти отражены в моей обзорной статье (Юрцев, 1972) и в только что увидевшем свет обзоре Н. Г. Прилепского (1993). Вкратце напомню, что во внутренних Кордильерах (Snake River, штат Айдахо; Axelrod, 1968) комплекс макроостатков, воспроизводящих горный темнохвойный лес родового состава, близкого к современному кордильерскому (с видовой преемственностью некоторых хвойных пород), получил калий-аргоновые датировки — от 55 до 35 млн л. н. (от раннего эоцена до позднего); он был приурочен к вулканогенным поднятиям, ниже сменялся поясом хвойно-широколиственного леса с примесью таксодиевых, еще ниже — смешанным листопадным широколиственным и еще ниже — вечнозеленым лиственным лесом субтропического облика. Те или иные признаки существования пояса темнохвойных лесов отмечаются в горных районах Северо-Восточной Азии, северо-запада Америки, Гренландии, Шпицбергена и Исландии в палеогене. При этом достоверно и неопровержимо доказано существование зоны темнохвойных лесов на территории современной низкой и высокой Арктики, начиная, по крайней мере, с позднего миоцена, когда они были обогащены примесью неморальных кустарников; выявлены широтная зональность в составе тайги на северо-западе и севере Северной Америки (обеднение теплолюбивыми элементами) и постепенное вымирание неморальных видов вплоть до фазы хвойной лесотундры, о которой упоминалось выше (Hopkins et al., 1971; Matthews, Ovenden, 1990). Поскольку эти ископаемые флоры, как правило, происходят из территорий, граничащих с горами, или из горных долин, весьма вероятно, что горная тайга и в высокой Арктике первоначально образовывала высотный пояс (в конце мела—эоцене до раннего миоцена). А. П. Хохряков (1965) вслед за А. Н. Красновым (1894) отметил преемственность в составе некоторых таежных трав и кустарничков по отношению к растениям (в том числе эпифитам) вечнозеленых субтропических горных лесов пояса туманов в Восточной и Юго-Восточной Азии. Есть родство и с некоторыми травами и кустарниками неморального леса (например, среди листопадных секций черник).

А. И. Толмачев справедливо подчеркивал богатство состава и очевидную древность таежных комплексов притихоокеанских горных цепей Азии и Северной Америки; но уже сами эти факты указывают на значение Берингии (где тесно сближаются те и другие) как важного флорогенетического узла развития таежной флоры (что подтверждено палеоботаническими исследованиями).

В районе (высотной полосе) совместного произрастания таежных и неморальных видов они, несомненно, занимали неодинаковые геохимические позиции: неморальные виды — транзитно-аккумулятивные (с подтоком осно-

ваний), таежные — транзитно-элювиальные и элювиальные (область умеренного и сильного выщелачивания). В экспериментах В. Г. Карпова (1969) показано, что исключение корневой конкуренции ели способствует разрастанию неморальных трав под ее сомкнутым пологом, и, стало быть, режим основных элементов питания в значительной степени определяет различие эколого-ценотических условий между неморальным лесом и типичной тайгой.

Поскольку роды темнохвойных и широколиственных деревьев представляют собой независимо возникшие филумы, частичное перекрытие эколого-ценотических ареалов их отдельных представителей неудивительно и не может приводиться в опровержение концепции Толмачева, тем более что нередко те и другие разделены экотипически или своим положением в сукцессионных рядах. Мелколиственные же дериваты широколиственных пород (белые березы, осины, бальзамический тополь) заняли устойчивые позиции в сукцессионных системах таежных территорий (на начальных стадиях сукцессий).

До сих пор остается нерешенным вопрос о том, в какой геологический период роды елеподобных хвойных смогли широко расселиться в Западном и Восточном полушариях. Ведь в период выхода таежных лесов на равнины (на севере с конца миоцена) в составе темнохвойных пород по обе стороны современного Берингова пролива уже почти не было общих видов (за исключением пары очень близких рас — *Picea sitchensis—P. ajanensis*). Очевидно, такое расселение могло произойти в один из прохладных периодов позднего мела с повышенным вулканизмом (о существовании такого периода есть данные в работе В. А. Самылиной (1974), однако оформились ли к этому времени роды елеподобных хвойных?).

Нельзя не упомянуть о важном, хотя и менее цельном цикле работ А. И. по ботанической географии и истории высокогорных флор Северного полушария. В них очень важно осмысление ландшафтно-климатических условий, породивших разные типы высокогорной растительности и их ценофлоры; причем для нас особенно важны мысли Толмачева (1948), развитые позднее Сочавой (1956а, б) и учениками А. И. (Малышев, 1963, 1965; Юрцев, 1964, 1968), об отличительных особенностях альпийских и гольцовых (горно-тундровых) высокогорий. А. И. нарисовал цельные и яркие «портреты» тех и других, хотя не все приведенные им особенности оказались универсальными. Так, при наличии ледников, обилии снега и текучих вод не всегда возникает альпийско-луговая растительность, как видно из явно тундрового облика растительности горного узла Сунтар-Хаята на индигиро-охотском водоразделе (Юрцев, 1964). Можно считать, что на «идеальном высокогорном континенте» на гумидном полюсе с мягким холодным климатом должны господствовать альпийско-луговые формации, на криоаридном — криоксерофитно-травянистые с участками криофитных степей, а среднюю область должны занимать тундры. Такие соотношения прослеживаются и сейчас в тундровой зоне, но криоксерофитные формации в эпоху голоценовой глобальной трансгрессии океана находятся в пессимуме на положении реликтов. В обстоятельной работе о происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор Толмачев (1958) на материале анализа ряда преимущественно высокогорных родов проследил разные истоки и пути формирования высокогорных криофитных (гекистотермных) таксонов на базе микротермных невысокогорных, в частности, выделил те флороценотические комплексы и даже синузии, представители которых были как бы преадаптированы к освоению новых экологических (по Толмачеву, биологических) ниш (например, растения субальпийских полян, эфемероиды весенней синузии неморального леса, растения холодных ключей). Дальнейшие исследования добавили немало нового к заключениям А. И. (например, на материале родов *Dryas, Arctous*, ряда секций рода *Oxytropis* в Мегаберингии), но этот материал ждет нового обобщения. Подчеркну, что раньше всего

элементы гольцовых (горно-тундровых и, шире, высокогорных) флор и сообществ должны были появиться в недрах горно-таежного пояса (его верхней части) на двух контрастных элементах: на нивальных депрессиях с накоплением и поздним сходом снега, ручьями с холодной водой; на выпуклых щебнистых гребнях и вершинах, откуда снег и мелкозем сносились зимними ветрами и стоком (те же две «биологические ниши», по Толмачеву, были наиболее характерны и для области древних эоарктических тундр). Важную роль в автохтонном формировании высокогорных флор играли также растения подвижных щебнистых субстратов с ослабленной конкуренцией (щебнистые осыпи, приречные галечники), что обеспечило этим растениям адаптацию к более суровым климатическим условиям по мере поднятия гор и расселение вдоль хребтов.

Наконец, Толмачев (1957а, б, 1960) удачно использовал реконструкцию хода вероятного генезиса высокогорных флор по мере воздымания гор (обособленных поднятий и горных стран) в качестве модели флорогенеза, с тем чтобы показать соотношение его автохтонной и аллохтонной составляющих; ведь в послевоенное время многие ботаники (например, В. Н. Васильев, М. М. Ильин и др.) признавали только автохтонный флорогенез, исключая само слово «миграция» из научного обихода. Эта модель была очень удачной, она особенно хорошо «сработала» при выяснении взаимодействия высокогорных субарктических флор с арктической флорой в рамках Метаарктики (Юрцев, 1977) и при выяснении предыстории Эоарктики (Толмачев, 1957б), а также при анализе флорогенетической работы Мегаберингии (Юрцев, 1974а, 1976, 1986).

Идеи и начинания Толмачева, связанные с изучением высокогорных флор и их генезиса, привлекли многих молодых ботаников 60—70-х годов, и с легкой руки А. И. высокогорья во многих горных странах бывшего СССР оказались изученными лучше нижележащих поясов гор. Их исследованием занимались отдельные ученые и целые научные коллективы (например, лаборатория Л. И. Малышева в Сибирском институте физиологии и биохимии растений (СИФИБР) Сибирского отделения АН СССР в Иркутске). В результате вышла в свет серия монографий по высокогорным флорам Восточного Саяна (Малышев, 1965), Западного Саяна (Красноборов, 1976), горного узла Сунтар-Хаята в Восточной Якутии (Юрцев, 1968), Украинских Карпат (Чопик, 1976), Станового нагорья (Высокогорная..., 1972), плато Путорана (Флора..., 1976), по флоре гор Западного Приохотья (Шлотгауэр, 1978), «богатый урожай» статей и сборников (в том числе по флоре и растительности высокогорий Кавказа и Средней Азии). Большую роль в этом сыграла деятельность учрежденной Толмачевым Комиссии ВБО по изучению растительности высокогорий (Комиссией проведено девять всесоюзных конференций, из них шесть — под руководством А. И. Толмачева, столько же экскурсий, издано такое же число сборников). Верным и надежным помощником А. И. в этой работе была Л. И. Иванина. Учениками А. И. был подготовлен и издан 2-й выпуск серии «Ареал» (Эндемичные..., 1974). Богатейший материал и разнообразные обобщения, содержащиеся в упомянутых монографиях и сборниках, ждут дальнейшего синтеза.

Среди монографий, опубликованных флористами школы А. И. Толмачева, необходимо назвать также «Флору востока Большеземельской тундры» О. В. Ребристой (1977), убедительно показавшей преимущества толмачевской методики на материале сравнительного анализа серии тщательно изученных локальных флор.

Последней в ходе повествования (но отнюдь не по значению) будет кратко рассмотрена серия публикаций А. И. по разработке теоретико-методических основ сравнительной флористики, и в частности концепции и метода конкретных, или элементарных, флор. Именно это научное направление,

инициированное Толмачевым (1931, 1932, 1941, 1959, 1970а, б, 1974), оказало наиболее сильное влияние на развитие флористики как науки о флоре в нашей стране, вывело эту науку по целому ряду разделов в лидеры (хотя нашей виной остается недостаточная популяризация этих работ в зарубежных изданиях, что снижает международную «отдачу»). Как показали В. М. Шмидт и Н. Г. Ильминских (1982), у Толмачева и в этой серии работ были предшественники, но именно он развил понятие об элементарной (конкретной) флоре (КФ) как целостную теоретическую концепцию, введя ее в научный обиход.

Полемизируя с рядом авторов, судивших о богатстве флор по числу видов на не сопоставимых по площади и сложности расчленения территориях (см., например: Вульф, 1934; Гроссгейм, 1936), и развивая идеи A. de Candolle (1855) и отчасти A. Palmgren (1925), Толмачев пришел к выводу, что основными объектами флористических сопоставлений должны являться элементарные (или конкретные) флоры сравнительно небольших территорий, однородных во флористическом отношении, и как критерий гомогенности привел постоянство флористического состава ассоциаций, т. е. набора видов на однотипных экотопах. Предложен и метод изучения конкретных флор — путем постепенного расширения обследованной площади начиная от базового лагеря с осмотром всех (особенно редких и своеобразных!) экотопов, пока прирост списка обнаруженных видов не прекратится, кривая числа видов не выйдет на плато и не будет достигнута площадь выявления КФ. Метод этот был впервые применен при изучении двух КФ Восточного Таймыра — Яму-Тариды и Яму-Неры — как в отношении сбора материала, так и в отношении сравнительного анализа состава флор (хотя при широких географических сравнениях автор оперировал данными о флоре Восточного Таймыра в целом).

В 1941 г. и позднее, в 1970 г. (Толмачев, 1941, 1970а), А. И. продемонстрировал возможности метода для сравнительной оценки богатства флор различных областей, подобрав литературные данные по числу видов для ограниченных районов, приравненных к КФ (по принятой ныне терминологии их точнее именовать локальными флорами — ЛФ).

В 1955 г. метод КФ был принят на вооружение арктическими флористами БИН, в 1958 г. — ботаниками кафедры систематики высших растений ЛГУ, с начала 70-х годов — флористами лаборатории Л. И. Малышева в Иркутске, несколько позднее метод завоевал новых последователей на Украине, в Белоруссии, Прибалтике, на Кавказе, Дальнем Востоке и позже — в Средней России. В итоге был накоплен обширный фактический материал, понадобилось его методическое и теоретическое осмысление. В 1971 г. было созвано I Рабочее совещание по сравнительной флористике в Ленинграде с участием А. И., проходившее в форме свободной дискуссии по заранее розданному участникам перечню вопросов. Оживленные и, я бы сказал, ожесточенные дебаты сразу показали, что на базе концепции и метода Толмачева сложились две школы, две традиции (Юрцев, 1974б): приверженцы одной из них подходят к КФ как к наименьшему флористическому выделу регионального уровня, исходя из теоретического определения Толмачевым конкретной флоры, приверженцы другой рассматривают площадь выявления КФ фактически как пробу флористической ситуации в данном географическом пункте — «пробу флоры» (Юрцев, 1975), исходя из метода Толмачева; при этом допускалась возможность расположения пробы флоры на стыке двух (трех) элементарных флористических выделов. Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1980) предложил называть такие пробы «локальными флорами», что было принято флористами, так как данный термин давно бытовал в международной флористике, но без соответствующей теоретической нагрузки. Первая традиция развивалась флористами Ленинградского университета, работавшими на северо-западе Европейской России, вторая — коллективами флористов БИН (Ленинград) и СИФИБР СО АН СССР

(Иркутск), работавшими на ранее слабо изученных территориях Арктики и высокогорий Северной Азии.

С тех пор состоялось еще три рабочих совещания по сравнительной флористике: в 1983 г. в Неринге (на Куршской косе, Литва), в 1988 г. — в окр. Кунгура (в Предуралье), в 1993 г. — в Березинском биосферном заповеднике и Минске (Республика Беларусь). Все три совещания были приурочены к юбилейным датам А. И. Толмачева — 80-, 85- и 90-летию со дня рождения — и, я надеюсь, будут продолжаться и далее (следующее, пятое, совещание намечено провести в 1998 г. в Ижевске). Издан весьма насыщенный сборник трудов II Совещания (Теоретические и методические проблемы..., 1987); труды III Совещания («Актуальные проблемы сравнительного изучения флор») должны скоро выйти в свет в издательстве «Наука»; готовится к печати сборник трудов IV Совещания. Издана небольшая монография «Основные понятия и термины флористики» (Юрцев, Камелин, 1991), подготовленная по поручению II Рабочего совещания. В книге представлен опыт логической системы понятий учения о флоре, отражены итоги новейшего развития флористики в нашей стране.

В рамках этого обзора я могу только назвать основные направления развития идей и начинаний А. И. в данной области.

1) Проблема элементарных флористических выделов регионального уровня: наряду с КФ (элементарной флорой регионального уровня), элементарным флористическим районом (Юрцев, 1975), локальной флорой обсуждаются такие единицы, как флора речного бассейна, имеющая хотя бы один эндемичный для него вид (элементарная флора в понимании Р. В. Камелина, 1973), флора минимального речного бассейна (Марина, 1983, 1987). В качестве эквивалента КФ геоботаником С. М. Разумовским (1981) предложено использовать ареал сукцессионной системы, понимаемой очень широко (за счет отбрасывания «ценофобных» видов, составляющих большую часть флоры); в последнее время И. Б. Кучеровым (доклад на IV Рабочем совещании по сравнительной флористике, 1993 г.) сделаны шаги к сближению обеих концепций (путем сужения ареалов сукцессионных систем, отказа от «дискриминации» ценофобных элементов флоры и ревизии их состава).

2) Обсуждение размеров площади выявления КФ в разных растительных зонах и областях. Точка зрения Шмидта (1980): все КФ биологически равноценны, КФ таежной зоны имеют площади выявления, почти на порядок бóльшие, чем таковые Арктики, поэтому для оценки видового богатства более богатых флор предлагается использовать бóльшие учетные площадки. Его оппоненты (Малышев, 1972, 1975; Юрцев, 1975, 1987а, и др.) призывают к хотя бы приближенному соблюдению критерия равновеликости площадей выявления, используя серии проб флоры возрастающего радиуса (Юрцев, 1975) или пересчитывая показатели видового разнообразия на равновеликую площадь на основе эмпирических уравнений зависимости между числом видов и площадью (Малышев, 1972, 1975).

Ребристая (1987) провела методическую работу в ходе флористических исследований на п-ове Ямал, используя эти подходы.

Т. М. Заславской, В. В. Петровским (1983), В. В. Петровским, Т. В. Плиевой (1986) показано, что в условиях горных стран дальневосточной Арктики площадь выявления КФ не ниже таковой в Псковской обл. или в Литве (Юрцев, 1987б). Есть и другие предложения по повышению сравнимости КФ (ЛФ).

3) Соотношение метода регулярных проб флоры в проектах сеточного картирования флор (Табака, 1987) или при дробном районировании флор, например, в Алтайском заповеднике (Золотухин, 1987) и метода выборочных проб (метод КФ). Постулируется, что будущее флористики за соединением техники регулярного картирования (предпочтительно по естественным выделам) с методологией КФ (Юрцев, 1987а).

4) Изучение «анатомии флоры» (Юрцев, 1975, 1987а), расчленение КФ (или ЛФ) на парциальные флоры экологически и флористически своеобразных подразделений ландшафта разных уровней (вплоть до ценофлор) с раздельным их учетом и сравнительным анализом, что открывает возможность корректного сравнения региональных флор с нетождественным набором экотопов.

5) Принятие концепции и метода КФ открыло широкие перспективы для внедрения во флористику количественных методов сравнительной оценки флор, их таксономического и типологического разнообразия (Юрцев, 1991а). Соответствующий математический аппарат активно разрабатывается Л. И. Малышевым (1987), В. М. Шмидтом (1980, 1984) и Б. И. Семкиным (Семкин, 1987; Юрцев, Семкин, 1980). Так, использование несимметричных мер сходства (мер включения), отражающих отношения части и целого между множествами, позволяет проводить обоснованное количественное сравнение даже резко разновеликих флор. Развитие количественных методов в нашей флористике подготовило базу для компьютеризации сравнительно-флористических исследований, захватившей сейчас и нашу науку о флоре.

6) Наконец, разработанные у нас методология и методы сравнительного изучения флор могут и должны стать основой кадастрового учета и анализа биологического разнообразия растительного мира (Юрцев, 1991а, б), а сеть базовых, хорошо изученных по специальным программам локальных флор — хорошей основой для мониторинга биоразнообразия (в частности, видового разнообразия) растений на ландшафтном уровне путем периодического переисследования базовых ЛФ через определенные интервалы времени. На IV Рабочем совещании принято решение о разработке программы изучения и проекта создания сети ЛФ для такого мониторинга. При этом опорные ЛФ (пробы флоры) должны закладываться не только внутри биохорологических выделов, но и на их стыке, и в полосах экотона, флористические системы которых будут более чутко улавливать глобальные изменения климата. Поэтому для мониторинга биоразнообразия концепция локальных флор имеет определенные преимущества по сравнению с концепцией КФ как флор однородных контуров.

Подведу итоги сказанного.

Научные идеи, начинания, направления, которым дал начало А. И. Толмачев, — живая наука, она интенсивно развивается, принимается на вооружение все новыми научными коллективами и новыми поколениями ботаников. Основные идеи (в том числе многие конструктивные гипотезы) Толмачева имеют нормальную судьбу: зерно истины, пройдя испытание временем, становится кирпичиком в теоретическом и методическом фундаменте ботаники и биогеографии; то же, что не выдержало проверки новыми фактами, пересматривается.

Далеко не все мысли, высказанные Толмачевым в его трудах, а также приведенные в них факты оценены по достоинству. Кроме того, в работах А. И. читатель найдет мудрого собеседника, чьи советы и предложения могут оказаться полезными и интересными.

Таким мудрым и доброжелательным (к тому же демократичным) собеседником А. И. Толмачев был и в жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананова Е. Н. О генезисе степной и таежной зон Русской равнины // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М., 1966. С. 238—246.

Арктическая флора СССР. Вып. I—X. Л., 1960—1987.

Арктическая флористическая область / Под ред. Б. А. Юрцева. Л., 1978. 166 с.

Атлас Арктики. М., 1985.

Ахметьев М. А., Братцева Г. М., Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Моисеева А. И. Стратиграфия и флора позднего кайнозоя Исландии. М., 1978. 188 с.

Вульф Е. В. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов. Л., 1934. 66 с.

Вульф Е. В. Историческая география растений. М.—Л., 1944. 545 с.

Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, 1972. 272 с.

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Баку, 1936. 260 с.

Заславская Т. М., Петровский В. В. О флоре Люпвеемского горного массива (Анюйское нагорье) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 162—174.

Золотухин Н. И. Опыт флористических исследований на уровне фитохорий наименьшего ранга (на примере Алтайского заповедника) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 90—104.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 335 с.

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 379 с.

Краснов А. Н. Из поездки на Дальний Восток Азии // Землеведение. М., 1894. Кн. 2. С. 59—88.

Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических провинций Северного полушария с конца мелового периода // Сов. ботаника. 1936. Т. 4. № 3. С. 9—24.

Малышев Л. И. Растительность Восточного Саяна в пределах Бурятской АССР // Научные чтения памяти М. Г. Попова. Иркутск, 1963. Вып. 5. С. 3—47.

Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.—Л., 1965. 368 с.

Малышев Л. И. Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 2. С. 182—197.

Малышев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537—1550.

Малышев Л. И. Современные подходы к количественному анализу и сравнению флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 142—148.

Марина Л. В. Сравнительный анализ двух высокогорных флор Восточного Алтая (по их внутриландшафтным подразделениям): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 23 с.

Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экотопологической структуры // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 107—117.

Петровский В. В. Сосудистые растения острова Врангеля. (Конспект флоры). Магадан, 1988а. 49 с.

Петровский В. В. Сосудистые растения острова Врангеля. (Аналитический обзор). Магадан, 1988б. 36 с.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре Колымо-Анадырского водораздела // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1354—1365.

Петровский В. В., Ребристая О. В., Юрцев Б. А. Александр Иннокентьевич Толмачев (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 12. С. 1845—1856.

Попов М. Г. Очерк флоры и растительности Карпат. М., 1949. 303 с.

Прилепский Н. Г. Проблема происхождения тайги. К истории вопроса // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 1—16.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в Западносибирской Арктике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 67—90.

Самылина В. А. Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР. К проблеме становления кайнофита. Л., 1974. 56 с. (Комаровские чтения. XXVII).

Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. 563 с.

Семкин Б. И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149—163.

Сочава В. Б. К истории флоры южной части азиатской Берингии // Бот. журн. 1983. Т. 18. № 4. С. 278—285.

Сочава В. Б. О генезисе и фитосоциологии аянского темнохвойного леса // Бот. журн. 1944. Т. 29. № 5. С. 205—218.

Сочава В. Б. Горные тундры // Растительный покров СССР. М.—Л., 1956а. Т. 1. С. 82—113.

Сочава В. Б. Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР// Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л., 1956б. С. 522—536.

Табака Л. В. Некоторые итоги сравнительного изучения флор различных природно-территориальных подразделений Латвии // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 104—107.

Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Матер. II Рабоч. совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983). Л., 1987. 292 с.

Толмачев А. И. Бразильские *Monimiaceae* из сборов Риделя // Бот. матер. Герб. Гл. бот. сада РСФСР. 1921. Т. 2. Вып. 37-39. С. 145—156.

Толмачев А. И. О происхождении тундрового ландшафта // Природа. 1927. № 9. С. 697—718.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Полярной комиссии. 1932. Вып. 8. 126 с.; 1932. Вып. 13. 75 с.; 1935. Вып. 25. 80 с.

Толмачев А. И. Подрод *Gastrolychnis* (Fenzl) Schischk. рода *Melandrium* Roehl. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 714—723.

Толмачев А. И. Род *Draba* L. // Флора СССР. 1939а. Т. 8. С. 371—454.

Толмачев А. И. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике // Бот. журн. 1939б. Т. 24. № 5-6. С. 504—517.

Толмачев А. И. О количественной характеристике флор и флористических областей. М.—Л., 1941. 37 с.

Толмачев А. И. Ледниковый период и история развития растительности Памиро-Алая // Изв. Таджикск. филиала АН СССР. 1944а. № 7. С. 3—24.

Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161—180.

Толмачев А. И. К истории развития флор Советской Арктики // Ареал. М.—Л., 1952. Вып. 1. С. 13—19.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.—Л., 1954. 155 с.

Толмачев А. И. К изучению арктической флоры СССР // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 6. С. 783—796.

Толмачев А. И. Некоторые основные представления флорогенетики // II Делегатск. съезд ВБО. Тез. докл. Вып. III. Секция флоры и растит. 1. Л., 1957а. С. 44—49.

Толмачев А. И. Проблема происхождения арктической флоры и истории ее развития // II Делегатск. съезд ВБО. Тез. докл. Вып. III. Секция флоры и растит. 1. Л., 1957б. С. 50—59.

Толмачев А. И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор Северного полушария // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.—Л., 1958. Вып. III. С. 316—360.

Толмачев А. И. Изучение флоры при геоботанических исследованиях // Полевая геоботаника. М.—Л., 1959. Т. 1. С. 369—383.

Толмачев А. И. Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара // Проблемы ботаники. М.—Л., 1960. Т. 5. С. 18—31.

Толмачев А. И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. М.—Л., 1962а. Т. 6. С. 55—65.

Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. (Введение в хорологию растений). Л., 1962б. 100 с.

Толмачев А. И. Прогрессивные явления и консерватизм в эволюции арктической флоры. (К вопросу об интерпретации кариосистематических данных в увязке с генетическим и экологическим анализом флоры) // Вестн. ЛГУ. 1964а. № 3. Вып. 1. С. 21—33.

Толмачев А. И. Теоретические проблемы изучения флоры Арктики // Проблемы Севера. М.—Л., 1964б. Вып. 8. С. 5—18.

Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вестн. ЛГУ. 1970а. № 9. С. 71—83.

Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестн. ЛГУ. 1970б. № 15. С. 62—74.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И., Юрцев Б. А. История арктической флоры в связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 87—100.

Флора Путорана. Новосибирск, 1976. 246 с.

Хохряков А. П. Археофиты и неморальный комплекс во флоре тайги // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 2. С. 240—244.

Чопик В. І. Високогірна флора Українських Карпат. Киев, 1976. 268 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 761—774.

Шлотгауэр С. Д. Флора и растительность Западного Приохотья. М., 1978. 132 с.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Шмидт В. М., Ильминских Г. Н. О роли К. К. Клауса в разработке методов сравнительной флористики // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 462—470.

Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск, 1974. 336 с.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. III. 1964. Вып. 16. С. 3—82.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.—Л., 1966. 94 с. (Комаровские чтения. XIX).

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1455—1469.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974а. 159 с.

Юрцев Б. А. Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике» // Бот. журн. 1974б. Т. 59. № 9. С. 1399—1407.

Юрцев Б. А. Вклад Александра Иннокентьевича Толмачева в ботаническую географию, флористику и систематику (к 70-летию со дня рождения и 52-летию научной деятельности) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974в. Т. 79. Вып. 3. С. 138—147.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Юрцев Б. А. Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 202—212.

Юрцев Б. А. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 125—138.

Юрцев Б. А. Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения (Владивосток). XXXIII. Владивосток, 1986. С. 3—53.

Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987а. С. 47—66.

Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 11. С. 1436—1447.

Юрцев Б. А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 3. С. 305—313.

Юрцев Б. А. Завершение издания «Арктическая флора СССР» как ключевая веха на подступах к «Панарктической флоре» // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 4. С. 489—498.

Юрцев Б. А. Рабочее совещание «Панарктические флоры и фауны» (Москва, 25 II—1III; Ленинград, 4—6 III 1991) // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 8. С. 140—144.

Юрцев Б. А. Второе российско-американское рабочее совещание по проекту «Панарктическая биота» (Санкт-Петербург, 3—8 II 1992) // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 11. С. 148—151.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 81 с.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Axelrod D. I. Tertiary floras and topographic history of the Snake River Basin, Idaho // Geol. Soc. Amer. Bull. 1968. Vol. 79. N 6. P. 713—734.

Bennike O., Böcher J. Forest-tundra neighbouring the North Pole: plants and insect remains from the Plio-Pleistocene Kap København Formation, North Greenland // Arctic. 1990. Vol. 43. N 4. P. 331—338.

De Candolle A. Géographie botanique raisonnèe. Paris—Genève, 1855. 1365 p.

Fernald M. L. Persistence of plants in unglaciated areas of Boreal America // Mem. Gray Herbar. of the Harvard Univ. 1925. Vol. 15. N 3. P. 241—342.

Fernald M. L. Some relationships of the floras of the Northern hemisphere // Proc. Int. congr. Plant Sci. 1929. Vol. 2. P. 1487—1507.

Fyles J. G. Beaufort Formation (Late Tertiary) as seen from Prince Patrick Island, Arctic Canada // Arctic. 1990. Vol. 43. N 4. P. 393—403.

Herman Y., Hopkins D. M. Arctic oceanic climate in Late Cenozoic time // Science. 1980. Vol. 209. P. 557—562.

Hoffmann R. S. Building a circumpolar database on biological diversity of arctic organisms // Arctic Research. Advances and Prospects. Pt 2. Moscow, 1990. P. 110.

Hopkins D. M., Wolff J. A., Matthews J. V., Silberman M. L. Pliocene flora and insect fauna from the Bering Strait region // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1971. Vol. 9. P. 211—231.

Hultén E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. Stockholm, 1937. 168 p. + 43 Pl.

Matthews J. V., Jr., Ovenden L. E. Late Tertiary plant macrofossils from localities in Arctic / Subarctic North America: a review of the data // Arctic. 1990. Vol. 43. N 4. P. 365—392.

Palmgren A. Die Artenzahl als pflanzen-geographischer Charakter sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzen-geographische Faktoren // Fennia (Helsingfors). 1925. Bd 46. N 2. S. 1—142.

Yurtsev B. A. On some international biological research project // Arctic Research. Advances and Prospects. Pt 2. Moscow, 1990. P. 257—260.

Yurtsev B. A. Floristic subdivision of the Circumpolar Arctic // Int. Workshop on Classification of Circumpolar Arctic vegetation. INSTAAR, Univ. of Colorado at Boulder. March 5—9, 1992. Boulder, 1992. P. 193—194.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 III 1994

SUMMARY

A brief sketch is given of the life and scientific activity of A. I. Tolmachev (1903—1979), an outstanding Russian botanist, the founder of the modern national school in comparative floristics. The paper concerns the development in the modern botany of ideas and initiatives of A. I. Tolmachev in the fields of arctic floristics, of the reconstruction of the history of the arctic flora and landscapes, of the origin of the dark coniferous taiga and alpine floras in the northern hemisphere, as well as the latest development of the concept and method of concrete flora.

УДК 581.3 : 582.992

И. И. Шамров, Н. А. Жинкина

РАЗВИТИЕ СЕМЯЗАЧАТКА У *AZORINA VIDALII* (*CAMPANULACEAE*)

I. I. SHAMROV, N. A. ZHINKINA. THE OVULE DEVELOPMENT IN *AZORINA VIDALII* (*CAMPANULACEAE*)

Изучены строение семязачатка и семени, динамика их структур в процессе развития у *Azorina vidalii*. Эмбриология этого вида исследована впервые.

У *A. vidalii* формированию примордиев семязачатков предшествуют антиклинальные деления клеток эпидермы и периклинальные деления клеток субэпидермы плаценты. Примордий семязачатка состоит из эпидермального, субэпидермального слоев и осевого ряда клеток под археспориальной клеткой. Выявлены инициали и прослежена динамика различных структур развивающегося семязачатка. Семязачаток анатропный, унитегмальный, переходного типа по развитию и строению нуцеллуса. Париетальная ткань отсутствует. В нуцеллусе топографически выделяются 1-слойные латеральная и базальная области. Его халазальная часть после разрушения микропилярной части нуцеллуса преобразуется в колонковидную структуру, которая подвергается деструкции еще во время развития зародышевого мешка и полностью разрушается в период раннего эндоспермогенеза. Интегумент состоит из 10—11 слоев и характеризуется дифференциацией интегументального тапетума. Гипостаза 2—3-слойная, в виде чаши из тонкостенных клеток, которые разрушаются в период раннего эндоспермогенеза. В проводящем пучке дифференцируются элементы флоэмы и ксилемы. Имеется плацентарный обтуратор.

Археспорий 1-клеточный. Тетрада мегаспор линейная. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. Синергиды с нитчатым аппаратом разрушаются, как и 3 антиподы, во время оплодотворения. Полярные ядра объединяются до оплодотворения. Эмбриогенез соответствует Solanad-типу. Эндосперм целлюлярный, с микропилярным и халазальным гаусториями.

Campanulaceae относится к числу семейств, у которых наиболее подробно изучены основные эмбриональные процессы: мегаспорогенез, формирование зародышевого мешка, оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма (Коробова, Жинкина, 1987). В то же время начальные этапы возникновения семязачатка на плаценте, закономерности дифференциации его соматических структур оставались до сих пор слабо исследованными. В связи с этим предлагаемая работа посвящена выявлению различных аспектов морфогенеза семязачатка и семени и касается главным образом вопросов динамики структур в процессе развития семязачатка и семени.

Материал и методика

Объектом исследования служил вид *Azorina vidalii* (Wats.) Feer. — эндемик Азорских о-вов. Растение встречается на каменистых местах и обрывах в узкой прибрежной зоне. Азорина — карликовое канделябровидное розеточное деревце, относящееся к монокарпикам. Материал собирали в течение 1987—1992 гг. в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург). Растения выращены из семян, полученных из Португалии, но собранных на Азорских о-вах.

Завязи на ранних стадиях развития фиксировали в смеси FAA и обрабатывали по общепринятой методике. Срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали

фуксин-сернистой кислотой по Фёльгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху и алциановым синим. Были использованы гистохимические реакции на полисахариды (ШИК-реакция) и лигнин (флороглюцин в 20%-м растворе соляной кислоты) (Дженсен, 1965).

Результаты исследования

Завязь и плацентация. У *A. vidalii* гинецей паракарпный, состоит из 3 плодолистиков. Завязь нижняя, срастается в большей части с чашечкой околоцветника. Ее строение изменяется относительно продольной оси гинецея: в верхней части завязь 1-гнездная, в средней части и в основании она становится ложно 3-гнездной за счет срастания плацент в центре гинецея (рис. 1). Такой

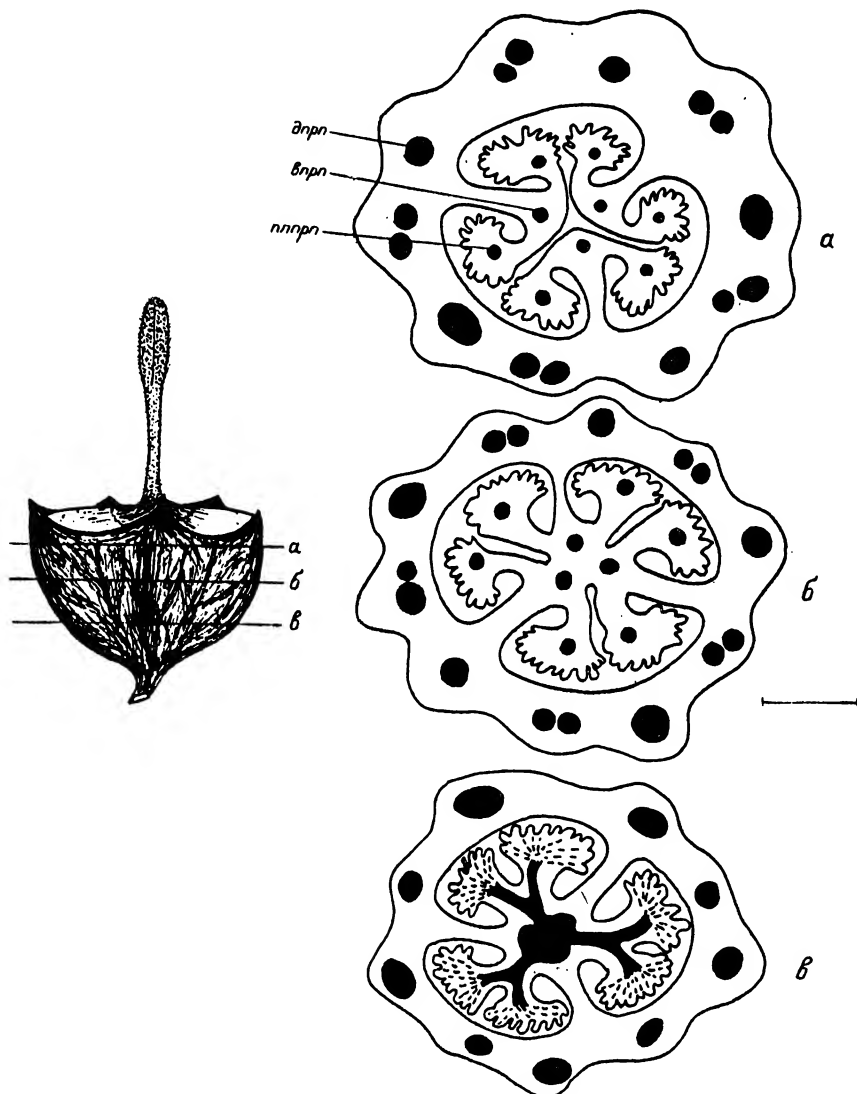


Рис. 1. Завязь и плацентация у *Azorina vidalii*.

а—в — поперечные срезы завязи в различных ее частях. *впрп* — вентральный проводящий пучок, *дпрп* — дорсальный проводящий пучок, *плпрп* — плацентарный проводящий пучок. Масштабная линейка — 0.3 мм.

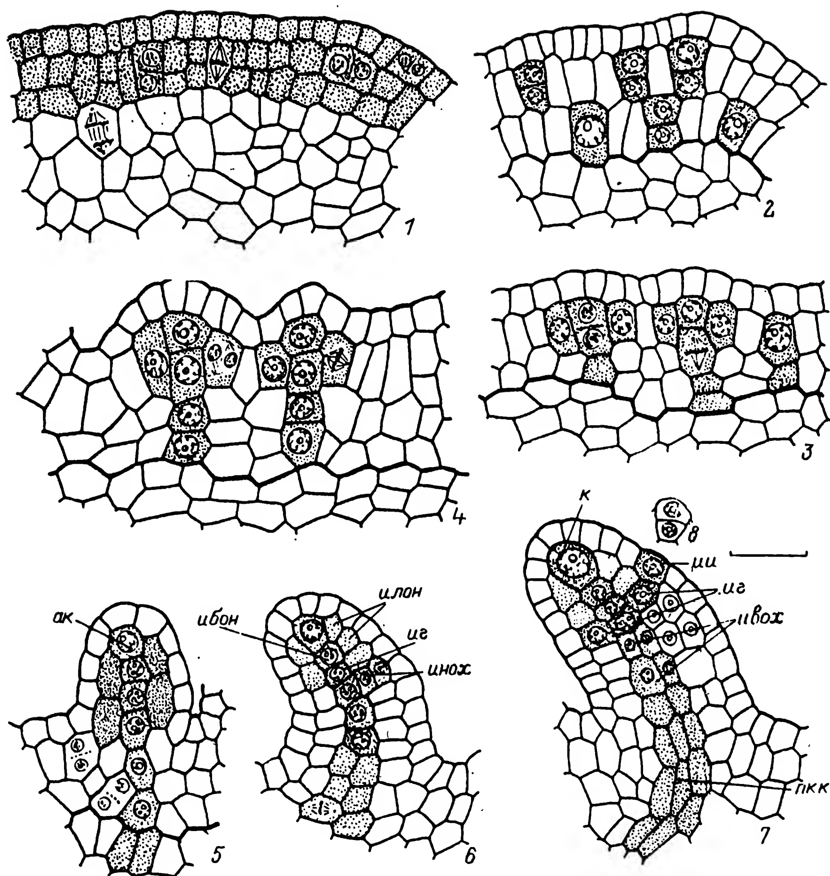


Рис. 2. Возникновение примордия семязачатка на плаценте и дифференциация в нем структур.

Объяснения *1—7* в тексте. *ак* — археспориальная клетка, *ибон* — инициали базальной области нуцеллуса, *ивох* — инициали внутренней области халазы, *иг* — инициали гипостазы, *ии* — инициали интегумента, *илон* — инициали латеральной области нуцеллуса, *инох* — инициали наружной области халазы, *к* — каллоза, *пкк* — прокамбиальные клетки. Масштабная линейка — 0.01 мм.

гинецей у представителей сем. *Campanulaceae* был определен как многокамерно-паракарпный, или вторично синкарпный (Тахтаджян, 1964). Многочисленные анатропные семязачатки развиваются на 3 составных париетальных плацентах в соответствии с классификацией париетальных плацент, предложенной Э. С. Терехиным и З. И. Никитичевой (1981) для гинецея заразиховых и норичниковых.

Формирование примордия семязачатка. К началу формирования примордиев семязачатков в плаценте начинают выделяться клетки субэпидермального слоя, имеющие палисадную форму и характеризующиеся плотной цитоплазмой. Клетки эпидермы делятся строго антиклинально, а клетки субэпидермы — преимущественно периклинально, образуя 2 слоя. В глубжележащих слоях плаценты деление клеток происходит в различных направлениях (рис. 2, 1).

В наружном и внутреннем слоях, возникших из субэпидермы плаценты, часть более густоплазменных клеток делится периклинально, образуя продольные ряды (рис. 2, *2*, *3*). Другие клетки обоих слоев претерпевают сначала антиклинальные деления, но в дальнейшем также делятся периклинально. Апикальные производные этих клеток, смежные с продольными рядами, обра-

зуют вместе с последними своеобразные комплексы, преобразующиеся в примордии семязачатков (рис. 2, *4*). Их развитие, как, впрочем, и развитие самих семязачатков, происходит асинхронно (рис. 2, *3*) даже в пределах одной плаценты.

В каждом комплексе выделяются 3 субэпидермальные клетки — 1 центральная и 2 латеральные. Центральная клетка преобразуется в археспориальную (рис. 2, *4*). Латеральные субэпидермальные клетки делятся антиклинально, а клетки под археспориальной клеткой — периклинально (ее деления можно наблюдать иногда еще во время формирования клеточного комплекса, рис. 2, *3*). Постепенно возникает примордий семязачатка, связанный через осевой ряд с прокамбиальными клетками плацентарного проводящего пучка (рис. 2, *5*).

Дифференциация структур семязачатка. Клетки всех слоев примордия делятся в поперечном направлении, что приводит к увеличению его размеров главным образом в высоту. Начинается изгибание семязачатка в анатропное положение. В апикальной части примордия выделяется группа клеток, характеризующихся плотной цитоплазмой. Клетки субэпидермального слоя, смежные с археспориальной клеткой, становятся инициалями латеральной области нуцеллуса, верхняя клетка осевого ряда преобразуется в инициаль базальной области нуцеллуса, а следующая за ней клетка осевого ряда — в инициаль центральной области гипостазы. Ниже уровня гипостазы в субэпидермисе с дорсальной стороны примордия возникает инициаль наружной области халазы, которая вскоре делится периклинально (рис. 2, *6*). На уровне дифференцирующейся гипостазы из клеток эпидермы инициируется интегумент. В дальнейшем начинает делиться инициаль базальной области нуцеллуса, формируется единый инициальный слой гипостазы. Клетки осевого ряда под инициалями гипостазы делятся в продольном направлении. Верхние производные становятся инициалями внутренней области халазы, а нижние производные — прокамбиальными клетками (на их базе дифференцируется проводящий пучок семязачатка) (рис. 2, *7*).

Нуцеллус. В нуцеллусе топографически, не считая эпидермы, выделяются субэпидермальный слой (латеральная область) и ряд клеток под мегаспороцитом (базальная область) (рис. 3, *1*, *2*). Особенностью строения нуцеллуса является отсутствие строгой радиальной симметрии. Это проявляется в частичной редукции субэпидермального слоя и смещении из центрального положения в латеральное ряда клеток под мегаспороцитом, которые как бы замыкают края неполного кольца клеток субэпидермы (рис. 3, *3*).

Клетки нуцеллуса в ходе развития сильно вытягиваются. Эпидермальные клетки, самые крупные на первых стадиях, постепенно уплощаются, их ядра в апикальной части нуцеллуса становятся удлиненными, и начинается деструкция цитоплазмы. Наиболее отчетливо эти процессы проявляются после стадии мегаспор, и особенно во время формирования 2-ядерного зародышевого мешка (рис. 4, *1*). Затем клетки эпидермы в апикальной части разрушаются, и к стадии 4-ядерного зародышевого мешка в основании последнего образуется структура в виде колонки (рис. 4, *2*). Ее клетки, особенно клетки центральных слоев, имеют более плотную цитоплазму и ядра с несколькими ядрышками. На стадии 4-ядерного зародышевого мешка начинается дегенерация эпидермальных клеток (рис. 4, *2*), затем деструкции подвергаются и другие клетки колонковидной структуры (рис. 4, *3*, *4*; 5). Окончательно они разрушаются на первых стадиях эндоспермогенеза еще до деления зиготы (рис. 6, *1—6*).

Интегумент. Семязачаток унитегмальный. Интегумент имеет эпидермальное происхождение (рис. 2, *8*) и возникает в виде кольцевидного валика. В сформированном семязачатке он состоит из 10—11 слоев (рис. 4, *4*). Наружная эпидерма образована довольно крупными клетками, которые, как и во внутренней эпидерме, выстилающей канал микропиле, имеют удлиненную форму.

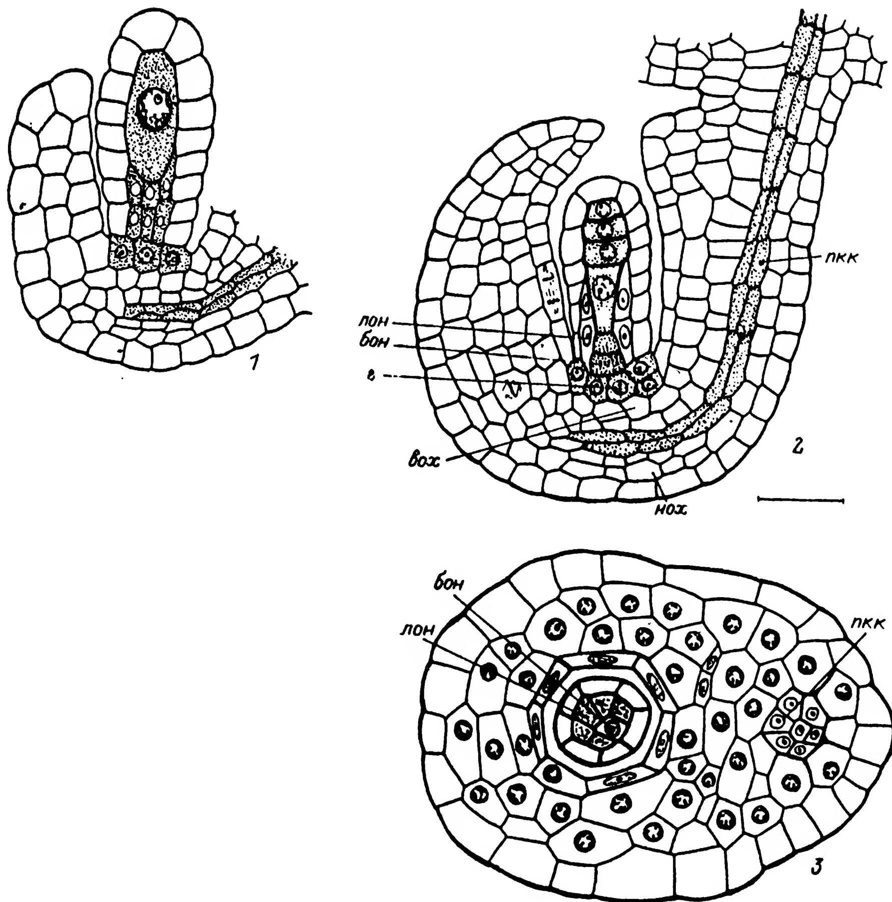


Рис. 3. Формирование структур семязачатка во время мегаспорогенеза.

1, *2* — продольный, *3* — поперечный срезы семязачатка (*2*, *3* — на стадии тетрады). *бон* — базальная область нуцеллуса, *вох* — внутренняя область халазы, *г* — гипостаза, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *нох* — наружная область халазы, *пкк* — прокамбиальные клетки. Масштабная линейка — 0.02 мм.

Часть внутренней эпидермы интегумента специализируется в интегументальный тапетум, или эндотелий. Его дифференциация происходит на стадии 2-ядерного зародышевого мешка (рис. 4, *1*). Клетки, изодиаметрические на стадии тетрады мегаспор, вытягиваются в радиальном направлении и становятся таблитчатыми. Эндотелий простирается вдоль почти всей колонковидной структуры нуцеллуса и окружает примерно $^2/_3$ зародышевого мешка: его верхняя граница находится на уровне вторичного ядра центральной клетки (рис. 4, *4*). Эндотелий 1-слойный, лишь на некоторых участках 2-слойный и представлен клетками разных размеров. Более мелкие клетки находятся на его верхнем и нижнем концах. Клетки эндотелия до оплодотворения густоплазменные, с ядром в центральной части. После оплодотворения они вакуолизируются (рис. *5*). Ядра смещаются в пристенное положение (рис. 6, *6*), и на стадии 7—8 клеточного проэмбрио начинается дегенерация ядер и цитоплазмы (рис. 7, *2*). Первыми дегенерируют клетки халазального конца эндотелия, на стадии раннего глобулярного проэмбрио (рис. 8, *1*) обнаруживаются только остатки их клеточных стенок. Интегументальная паренхима разрушается в процессе развития семени. Семенная кожура зрелого семени представлена экзотестой (в виде крупных клеток наружной эпидермы) и клетками эндотелия (в виде тонкой пленки).

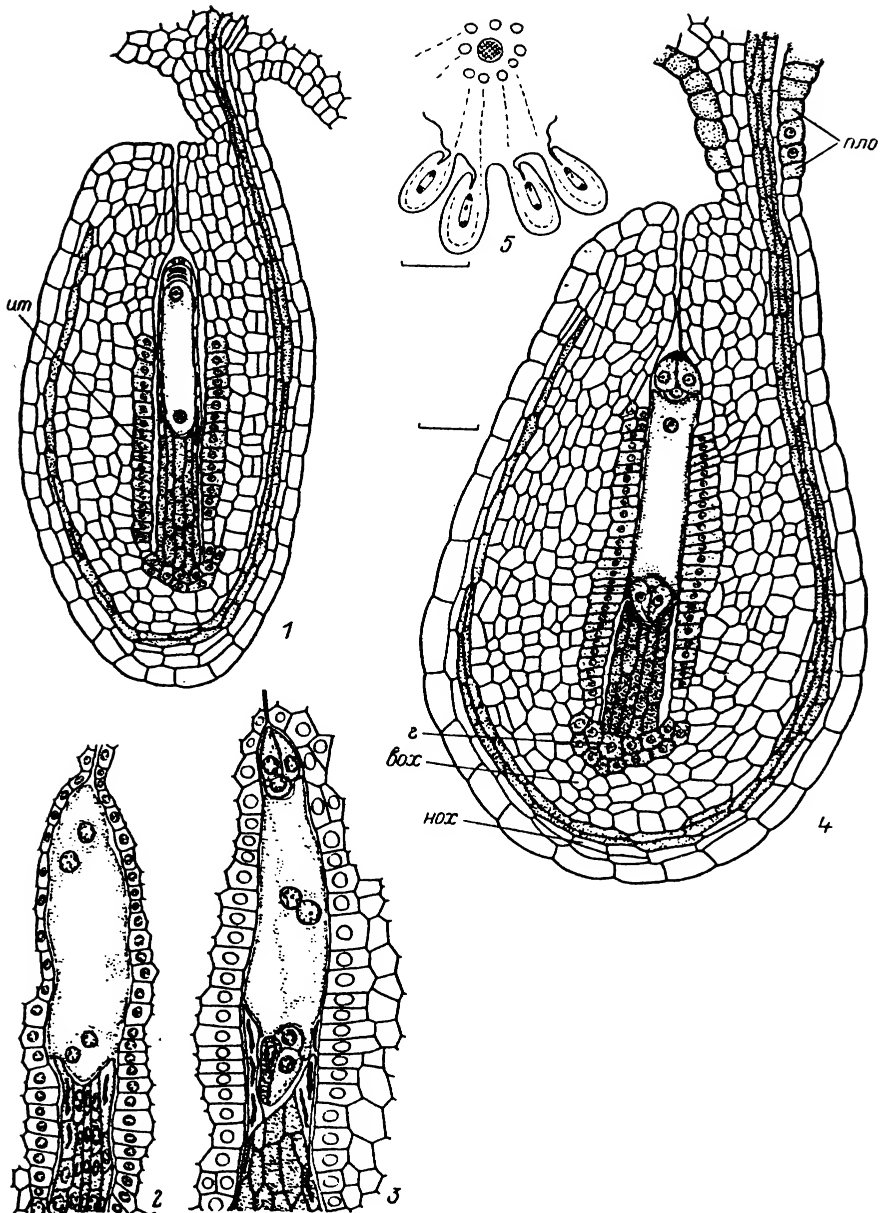
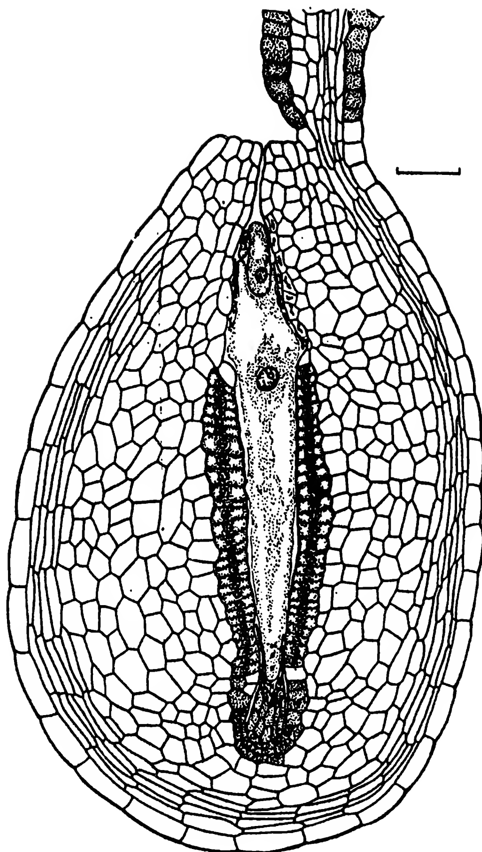


Рис. 4. Формирование структур семязачатка во время развития зародышевого мешка.

Объяснения *1—5* в тексте. *ит* — интегументальный тапетум, *пло* — плацентарный обтуратор. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3. Масштабная линейка: *1—4* — 0.02; *5* — 0.2 мм.

Халаза составляет относительно небольшую часть как семязачатка, так и семени, и является «нормальной», или типичной, согласно классификации K. Periasamy (1962). В ней можно выделить две области, различающиеся по происхождению: наружная область возникает из субэпидермальных инициалей примордия семязачатка с дорсальной стороны, а внутренняя — из верхних клеток осевого ряда ниже уровня инициального слоя гипостазы (рис. 2, *6*, *7*). Наружная область состоит из 2, а внутренняя — из 4—5 слоев. Клетки первой имеют удлиненную форму, а клетки второй изодиаметрические (рис. 4, *4*).

Рис. 5. Семязачаток после оплодотворения.
Масштабная линейка — 0.02 мм.



После оплодотворения клетки наружной области халазы так сильно вытягиваются в длину, что напоминают рядом лежащие клетки прокамбиального тяжа (рис. 5; 6, *6*). Особенностью внутренней области халазы является образование в ней ткани из мелких густоплазменных клеток. Эта ткань формируется на месте разрушенной гипостазы вокруг халазального гаустория эндосперма и, вероятно, участвует в процессе обеспечения питательными веществами эндосперма (рис. 7, *3*).

Гипостаза является пограничной тканью между нуцеллусом, интегументом и внутренней областью халазы. Сначала она 1-слойная и имеет вид диска (рис.3, *1*). Затем клетки делятся и гипостаза становится 2—3-слойной, принимая форму чаши, верхние края которой направлены в сторону эндотелия (рис. 3, *2*; 4, *1*, *4*; 5). Ее таблитчатые клетки ориентированы перпендикулярно продольной оси семязачатка. Они являются густоплазменными и иногда содержат не 1, а 2 ядра. Клеточные стенки гипостазы не лигнифицированы, но дают сильную ШИК-положительную реакцию. На ранних стадиях эндоспермогенеза, еще до деления зиготы (рис. 6, *6*), клетки гипостазы приходят в контакт с халазальным гаусторием эндосперма и начинают разрушаться. В зрелом семени гипостаза не сохраняется.

Фуникулус. Семязачаток анатропный, с рафе, возникающим в результате конгенитального срастания фуникулуса с частью интегумента. Собственно фуникулус выражен слабо (рис. 4, *4*).

В семязачатке и семени хорошо выражены не только рафе, но и антирафе. Число слоев клеток интегумента в свободной части и в области срастания его с фуникулусом примерно одинаково (10—11 слоев). Рафальную и антирафальную стороны семязачатка и семени можно различить лишь по наличию рубчика в месте прикрепления к плацентарному выросту. В рафе из плаценты входит проводящий пучок, который заходит в халазу и далее продолжается в интегумент (область антирафе), заканчиваясь на уровне микропиле (рис. 4, *4*; 5). Во время раннего эмбриогенеза в проводящем пучке дифференцируются элементы флоэмы и сосуды со спиральными утолщениями (рис. 7, *1*; 8, *1*).

Обтуратор. Как уже было отмечено, семязачатки возникают на плацентарных выростах (рис. 4, *5*). Перед оплодотворением эпидермальные клетки выроста начинают сильно отличаться от клеток семязачатка густой цитоплазмой и накоплением в ней веществ полисахаридной природы (рис. 4, *4*). Клетки плацентарного обтуратора сохраняют активность во время оплодотворения (рис. 5), затем их функционирование как секреторных клеток прекращается.

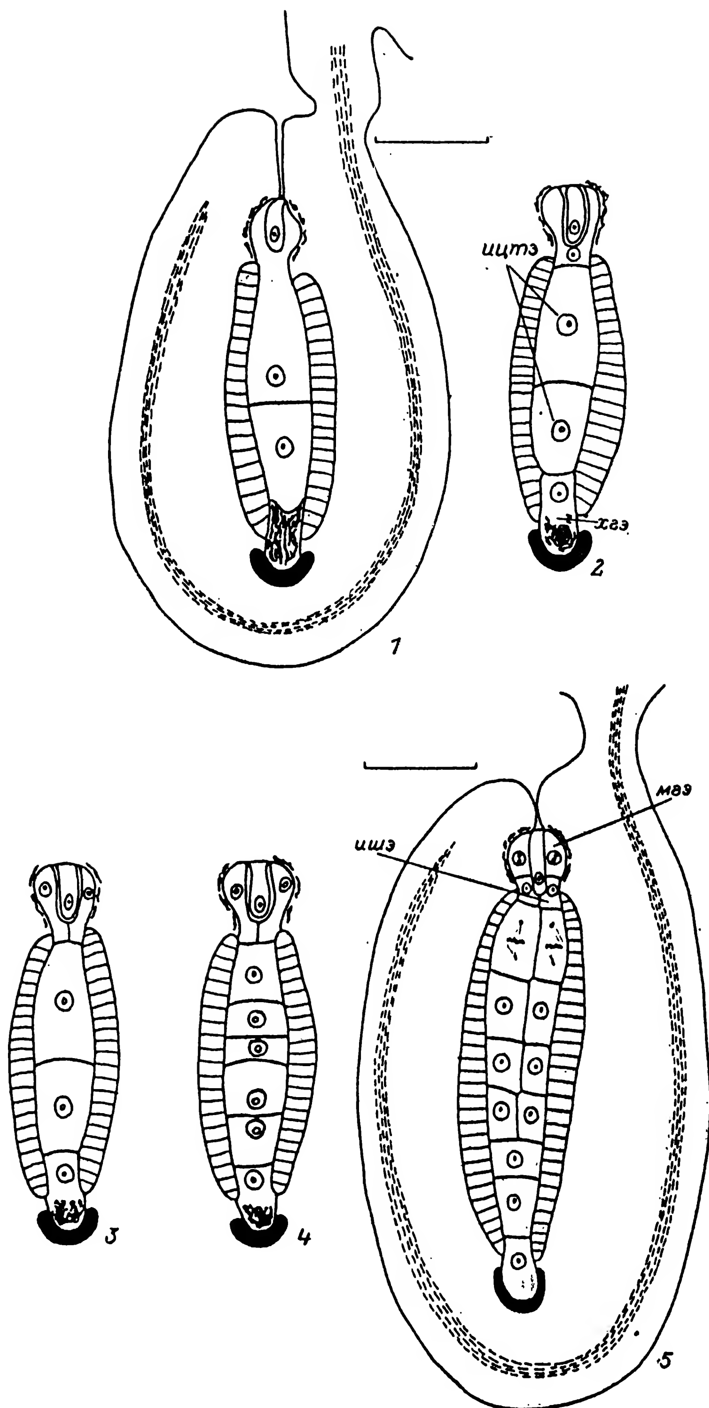


Рис. 6. Семязачаток во время ранних стадий эндоспермогенеза.

1—5 — последовательные стадии развития эндосперма; *6* — халазальная часть формирующегося семени на стадии зиготы (стадия развития соответствует детали *5*). *г* — гипостаза, *ишэ* — инициали «шейки» эндосперма, *ицтэ* — инициали центрального тела эндосперма, *мгэ* — микропилярный гаусторий эндосперма, *хгэ* — халазальный гаусторий эндосперма. Масштабная линейка: *1—5* — 0.1; *6* — 0.02 мм.

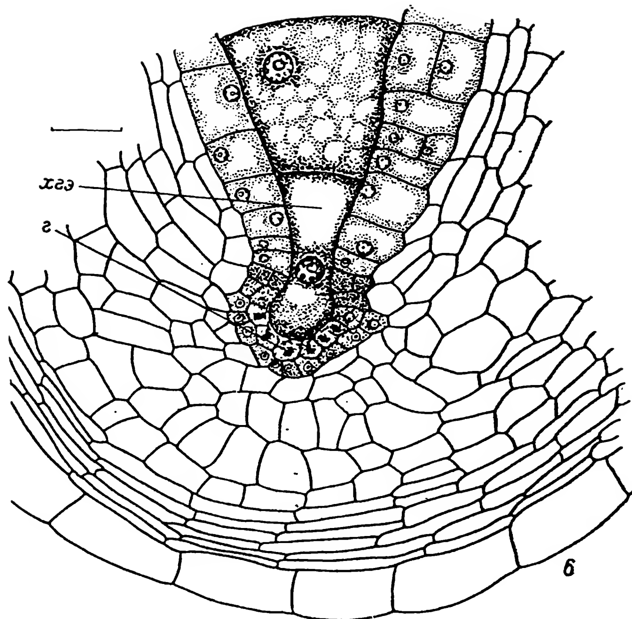


Рис. 6 (*продолжение*).

А р х е с п о р и й, м е г а с п о р о ц и т, з а р о д ы ш е в ы й м е ш о к. В субэпидерме дифференцирующегося примордия семязачатка археспориальная клетка занимает центральное положение и характеризуется большими размерами, крупным ядром и плотной цитоплазмой (рис. 2, *5*, *6*). В процессе инициации структур семязачатка археспориальная клетка увеличивается главным образом в длину, и в ее оболочке, кроме внутренней тангенциальной стенки, откладывается каллоза (рис. 2, *6*).

Мегаспороцит имеет удлиненную форму и характеризуется полной каллозной оболочкой и наличием мелких вакуолей в цитоплазме (рис. 3, *1*). В результате мейоза формируется линейная тетрада мегаспор, самой крупной является халазальная мегаспора. Каллоза наблюдается во всех клеточных стенках мегаспор, но большее ее количество откладывается на тангенциальных стенках (рис. 3, *2*).

Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. 3 верхние микропилярные мегаспоры постепенно дегенерируют. В халазальной мегаспоре ядро перед делением находится в центре и окружено слоем цитоплазмы. Происходят три последовательных митоза (рис. 4, *1*, *2*), после чего наступает клеткообразование и формируются клетки яйцевого аппарата (яйцеклетка и 2 синергиды), 3 антиподы и центральная клетка с 2 полярными ядрами (рис. 4, *3*). Полярные ядра сливаются до оплодотворения. Клетки яйцевого аппарата и антипод морфологически слабо различаются между собой как в сформированном, так и зрелом зародышевом мешке (рис. 4, *3*, *4*). Они имеют грушевидную форму. В синергидах и латеральных антиподах ядра располагаются в центре, а вакуоли — на полюсах клеток, при этом в синергидах выявляется нитчатый аппарат. В яйцеклетке, как и в центральной антиподе, ядро находится в апикальной части, а крупная вакуоль — в базальной. Синергиды и антиподы эфемерные и дегенерируют еще в процессе оплодотворения (рис. 5).

З а р о д ы ш и э н д о с п е р м. После оплодотворения начинает делиться первичная клетка эндосперма, в то время как зигота находится в состоянии

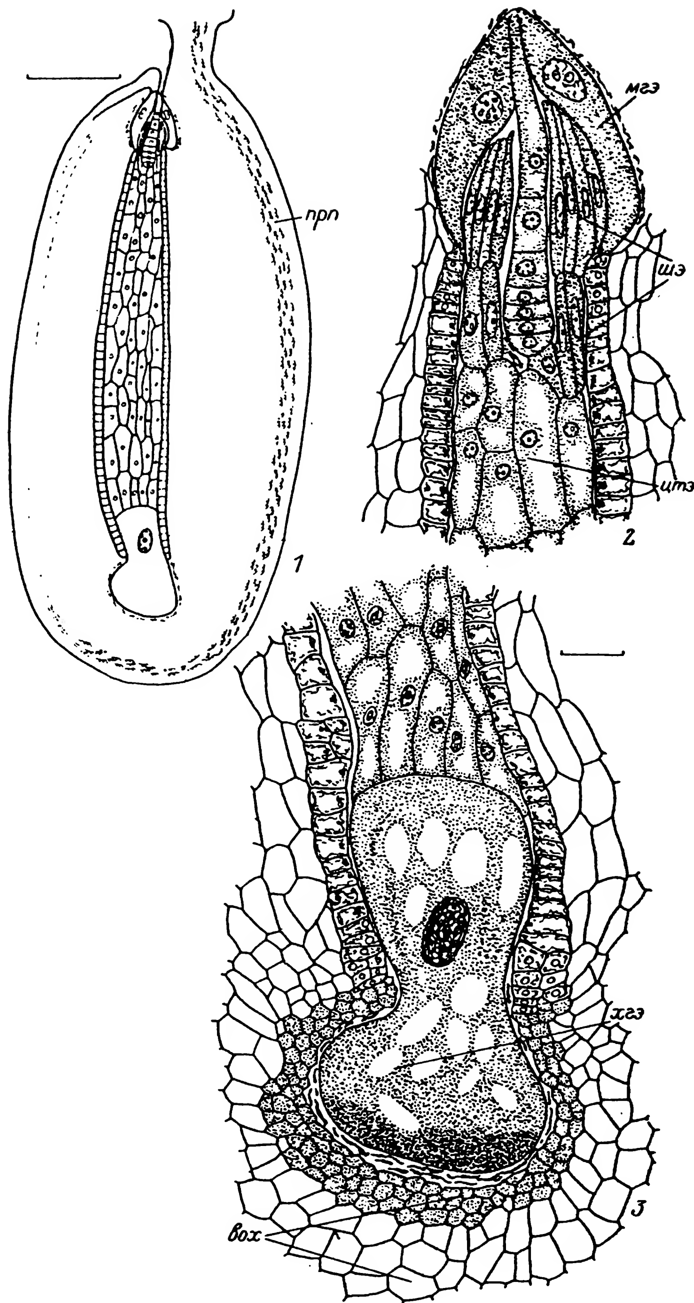


Рис. 7. Формирующееся семя на стадии 7—8-клеточного проэмбрио.

1 — схема семени; *2* — микропилярная, *3* — халазальная части семени. *прп* — проводящий пучок, *цтэ* — центральное тело эндосперма, *шэ* — «шейка» эндосперма. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3, 6.

покоя. В исследованном материале мы наблюдали лишь отдельные ранние стадии развития зародыша. Зигота удлиненной формы (рис. 5; 6, *1—5*). Тетрада клеток проэмбрио линейная. Затем за счет поперечных перегородок возникает 7—8-клеточный нитевидный проэмбрио (рис. 7, *2*). В верхних клетках,

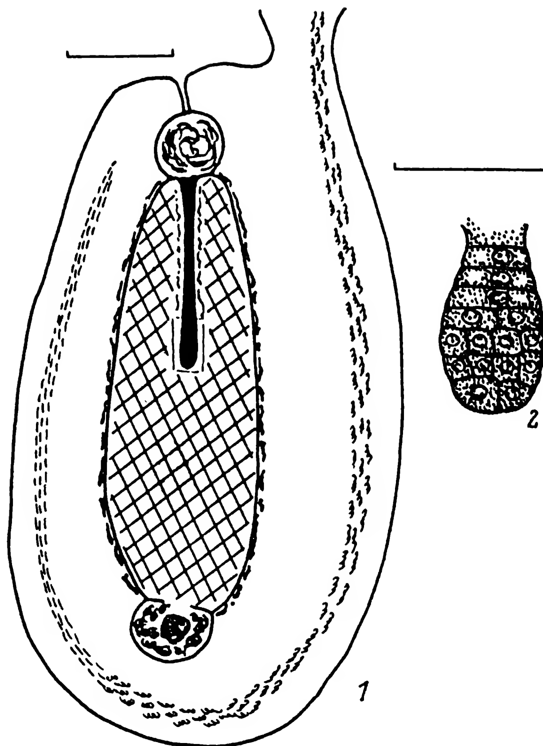


Рис. 8. Формирующееся семя на стадии раннего глобулярного зародыша.

1 — схема семени; *2* — зародыш. Масштабная линейка: *1* — 0.5; *2* — 0.1 мм.

производных апикальной клетки, после серии поперечных и продольных делений вычленяется эмбриодерма и выделяются инициали периблемы и плеромы; на базе нижних клеток дифференцируются инициали коры корня и корневого чехлика. Дериваты базальной клетки образуют длинный 1-рядный подвесок. В процессе эмбриогенеза зародыш сильно вытягивается в длину и достигает середины развивающегося семени (рис. 8, *1*, *2*). На основании полученных данных можно предположить, что эмбриогенез у азорины соответствует Solanad-типу классификации D. Johansen (1950).

При изложении результатов исследования по эндосперму мы использовали терминологию, уточненную и обобщенную для описания развития и строения эндосперма у заразиховых и норичниковых (Терехин, Никитичева, 1981).

Первое деление в эндосперме поперечное, оно приводит к образованию 2 клеток, из которых микропилярная клетка чуть больше по размерам халазальной (рис. 6, *1*). Обе клетки делятся также поперечно (рис. 6, *2*), в результате чего отделяются халазальный гаусторий и инициали центрального тела эндосперма. Последние делятся поперечными перегородками, а верхняя производная микропилярной клетки — сначала продольно (рис. 6, *3*, *4*), далее — поперечно (рис. 6, *5*), что приводит к отделению 2-клеточного микропилярного гаустория и инициалей «шейки» эндосперма. В клетках центрального тела и шейки эндосперма деления происходят в продольном и поперечных направлениях (рис. 6, *5*), их интенсивность возрастает с началом деления зиготы и образованием длинного зародыша, который постепенно достигает середины развивающегося семени (рис. 7, *1*, *2*; 8, *1*, *2*).

Таким образом, эндосперм у *A. vidalii* является целлюлярным и характеризуется наличием микропилярного и халазального гаусториев. Еще во время

оплодотворения, когда дегенерируют синергиды и антиподы, вокруг микропилярного и халазального концов первичной клетки эндосперма обнаруживается разрушение окружающих клеток (рис. 5). Уже до деления первичной клетки эндосперма оба ее конца, вероятно, функционируют как гаустории. В дальнейшем именно в этих участках эндосперма формируются микропилярный и халазальный гаустории. Микропилярный гаусторий обычно 2-клеточный, с 1 ядром в каждой клетке. Халазальный гаусторий представлен только 1-ядерной клеткой. Функционирование обоих гаусториев приводит постепенно к исчезновению различных тканей (колонковидной нуцеллярной структуры, гипостазы, внутренней области халазы, интегумента в области микропиле) ниже и выше границ интегументального тапетума, в результате чего гаустории приходят в контакт с проводящей системой формирующегося семени. Гаустории сохраняются до последних стадий развития семени.

Обсуждение

В литературе отсутствуют сведения о начальных стадиях развития семязачатка у видов сем. *Campanulaceae.* Наше исследование показало, что главная роль при формировании примордиев семязачатков у *Azorina vidalii* принадлежит субэпидермальному слою плаценты. Большинство его клеток делится периклинально, и в дальнейшем отдельные клетки обоих слоев также претерпевают периклинальные деления, а смежные с ними клетки делятся преимущественно антиклинально. В результате этого возникают примордии семязачатков, состоящие из эпидермального и субэпидермального слоев и осевого ряда клеток под археспориальной клеткой. Таким образом, слои примордия семязачатка не являются прямым продолжением одноименных слоев плаценты, кроме, разумеется, эпидермы.

Нами был прослежен генезис различных структур семязачатка, а также характер их преобразований в ходе развития семени у *A. vidalii.* Сформированный семязачаток, как и у других представителей сем. *Campanulaceae* (Davis, 1961; Subramanyam, 1970; Коробова, Жинкина, 1987, и др.), является анатропным, унитегмальным. Интегумент имеет эпидермальное происхождение и возникает за счет периклинальных делений 1—2 слоев клеток эпидермы примордия семязачатка. Такие же данные были получены только для *Wahlenbergia bicolor* (Want, 1963). После стадии тетрады мегаспор часть внутренней эпидермы интегумента дифференцируется в интегументальный тапетум, или эндотелий. Как и у *Campanula rapunculoides* (Коробова, Жинкина, 1987), эндотелий у *Azorina vidalii* окружает лишь $^2/_3$ зародышевого мешка, заканчивается примерно на уровне вторичного ядра центральной клетки и отсутствует вокруг микропилярной части зародышевого мешка. Максимального развития и оптимального функционирования эндотелий достигает в период оплодотворения (*Cephalostigma schimperi*, Kausic, Subramanyam, 1947; *Azorina vidalii*, настоящее исследование), после чего его клетки вакуолизируются и постепенно разрушаются на ранних стадиях эмбриогенеза. В зрелом семени сохраняются лишь остатки клеточных стенок в виде тонкого слоя между эндоспермом и экзотестой (Netolitzky, 1926; Want, 1963; Subramanyam, 1970; Беляев, 1984, и др.).

В литературе семязачаток у представителей сем. *Campanulaceae* характеризуется как тенуинуцеллятный. На основании результатов изучения формирования и строения нуцеллуса у *A. vidalii* (настоящее исследование), *Platycodon grandiflorus* (Shamrov, 1992a; Zhinkina, Shamrov, 1992) и анализа материалов по *Campanula rapunculoides* (Коробова, Жинкина, 1987) мы пришли к выводу, что семязачаток у видов сем. *Campanulaceae* относится к переходному типу (париетальная ткань отсутствует, однако имеются 1-слойные латеральная и базальная области нуцеллуса), близкому к тенуинуцеллятному (эфемерный

нуцеллус, наличие интегументального тапетума). Различия во взглядах на тип нуцеллуса связаны, с одной стороны, с тем, что разнообразие нуцеллуса по особенностям развития и строения не укладывается в рамки существующих классификаций; с другой стороны, они обусловлены спецификой строения нуцеллуса — асимметрией субэпидермального слоя и смещением ряда клеток под археспориальной клеткой из центрального положения в латеральное. Вследствие этого внутренние слои нуцеллуса не всегда четко можно выявить на прсдольных срезах семязачатка. Такая же особенность строения нуцеллуса была отмечена нами ранее у *Listera ovata* из сем. *Orchidaceae* (Шамров, Никитичева, 1992).

Исследование, проведенное нами, показало, что микропилярная часть нуцеллуса дегенерирует на первых стадиях развития зародышевого мешка. Халазальная часть нуцеллуса, имеющая сначала вид колонки, сохраняется в течение определенного времени после оплодотворения и приобретает форму чаши, внешне напоминая подиум. Такую структуру (подиум в понимании K. Dahlgren (1940) или колонковидный подиум в понимании Э. С. Терехина (1990)) можно отнести к «ложному» подиуму (постаментоподиуму). «Настоящий» подиум дифференцируется на ранних стадиях развития в основании нуцеллуса крассинуцеллятного семязачатка и участвует в процессе обеспечения питанием долго сохраняющейся латеральной области нуцеллуса после оплодотворения (Shamrov, 1992a, b).

Нами впервые для колокольчиковых обнаружены плацентарный обтуратор и гипостаза. Гипостаза образована 2 слоями нелигнифицированных клеток, разрушающихся еще до деления зиготы.

Развитие собственно эмбриональных структур характеризуется наличием большого числа сходных черт, присущих сем. *Campanulaceae* в целом. Археспорий 1-клеточный, реже клеток несколько, и функционирует как мегаспороцит. Тетрады мегаспор линейные, редко Т-образные. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу (Vesque, 1878; Jönsson, 1881; Guignard, 1882; D'Hubert, 1896; Rosen, 1932; Kausic, Subramanyam, 1947; Subramanyam, 1948, 1970; Want, 1963; Мандрик, 1965; Davis, 1966; Erdelska, 1968, 1975; Коробова, Жинкина, 1987; Шамров, Жинкина, настоящее исследование, и др.). Синергиды с нитчатым аппаратом были отмечены у *Campanula americana*, *C. rapunculoides*, *C. rhomboidalis*, *Azorina vidalii*, *Jasione montana* (Guignard, 1882; Barnes, 1885; Habermann, 1906; Berger, Erdelska, 1973; Коробова, Жинкина, 1987; настоящее исследование). В зародышевом мешке формируются 3 антиподы, строение которых у *Azorina vidalii* напоминает клетки яйцевого аппарата. У изученных видов антиподы, как и синергиды, чаще всего дегенерируют в процессе оплодотворения. Полярные ядра объединяются до оплодотворения.

Развитие зародыша у исследованных видов сем. *Campanulaceae* происходит по единому Solanad-типу классификации Johansen (1950) (Souèges, 1936, 1938; Kausic, Subramanyam, 1947; Crété, 1948, 1956; Want, 1963; Longevialle, 1966, 1968a, b, 1969; Subramanyam, 1970).

Представители семейства характеризуются целлюлярным эндоспермом с терминальными гаусториями (Samuelsson, 1913; Rosen, 1932, 1949; Subramanyam, 1948; Crété, 1951, 1956; Want, 1963; Erdelska, 1969a, b). Разнообразие в развитии и строении укладывается в 2 типа, а точнее в 2 вариации — Codonopsis и Phyteuma (Rosen, 1949). В первом случае микропилярная и халазальная клетки 2-клеточного эндосперма делятся продольно; во втором случае микропилярная клетка делится продольно, а халазальная — поперечно, в результате чего образуется Т-образная тетрада.

У *Azorina vidalii* эндоспермогенез имеет некоторую специфику: микропилярная и халазальная клетки эндосперма делятся поперечно, образуя линейную тетраду. Наличие линейной тетрады клеток эндосперма было отмечено ранее

для *Adenophora liliifolia*, однако данные по дальнейшему их развитию отсутствуют (Зафійовська, 1934). В отличие от развития эндосперма в соответствии с Codonopsis- и Phyteuma-вариациями, когда халазальный и микропилярный гаустории дифференцируются одновременно после дополнительного деления всех клеток исходной тетрады, эндоспермогенез *Azorina vidalii* характеризуется асинхронностью в дифференциации гаусториев. Его халазальный гаусторий выделяется на стадии тетрады клеток, а микропилярный гаусторий — после 3—4 поперечных делений самой верхней пары микропилярных клеток. Разумеется, необходимы еще более детальные исследования развития эндосперма у *A. vidalii.* Однако в настоящее время вполне вероятным является выделение для представителей сем. *Campanulaceae* новой вариации эндоспермогенеза — Azorina-вариации, частично сходной с Phyteuma-вариацией (халазальная клетка 2-клеточного эндосперма делится поперечно, халазальный гаусторий является 1-клеточным). Кроме того, имеются определенные сходства с Brunella-типом (вариацией) классификации K. Schnarf (1929), характерным для многих спайнолепестных и изученным подробно у представителей сем. *Orobanchaceae* (Терехин, Никитичева, 1981). Они проявляются в асинхронности дифференциации гаусториев (первым выделяется халазальный гаусторий еще на стадии 2 клеток эндосперма) и их строении (2-клеточный микропилярный и обычно 1-клеточный халазальный гаустории). Возможно, Brunella-вариация представляет собой более редуцированный вариант эндоспермогенеза, что проявляется в более ранней дифференциации гаусториев и большей их специализации, особенно микропилярного гаустория, который часто образует ветвистые терминальные выросты.

Выявлены определенные корреляции между функционированием эндосперма и состоянием окружающих структур семязачатка и семени. Как было показано нами для *Azorina vidalii*, а ранее для *Campanula rotundifolia* (Balicka-Iwanowska, 1899), *Jasione montana* (Erdelska, 1975; Erdelska, Klasova, 1978), после оплодотворения происходит разрастание микропилярной части зародышевого мешка выше границы с эндотелием. У *Azorina vidalii* оно сопровождается разрушением окружающих клеток интегумента. Также разрушаются клетки нуцеллярной колонки вокруг халазального конца первичной клетки эндосперма. Таким образом, оба конца первичной клетки эндосперма функционируют, вероятно, как гаустории. Формирование на их месте настоящих гаусториев происходит позже. Подобные корреляции в строении эндосперма и его гаусториев с окружающими тканями семязачатка и семени были обнаружены ранее у ряда норичниковых (Никитичева, 1979а, б).

В заключение отметим, что полученные данные о развитии семязачатка и семени у *Azorina vidalii* в целом соответствуют эмбриологической характеристике колокольчиковых и вносят в нее определенные коррективы и дополнения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляев А. А. Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae* // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 5. С. 585—594.

Дженсен У. А. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 337 с.

Зафійовська Л. Д. До ембріології *Adenophora liliifolia* Led. // Журн. Інст. бот. ВУАН. 1934. № 3. С. 85—98.

Коробова С. Н., Жинкина Н. А. Семейство *Campanulaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 300—308.

Мандрик В. Ю. Розвиток жіночого гаметофіта та запліднення у високогірних видів в роду *Campanula* L. // Тез. допвідей та повідомлення до 19 наукової конф. Сер. біол. Ужгород., 1965. С. 23—26.

Никитичева З. И. О взаимосвязях в развитии эндосперма и тканей семязачатка у видов семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* // Бот. журн. 1979а. Т. 64. № 11. С. 1567—1580.

Никитичева З. И. Развитие зародыша, эндосперма и семени у паразитных представителей семейства *Scrophulariaceae* // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных. Л., 1979б. С. 130—157.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., 1964. 236 с.

Терехин Э. С. Семейство *Zosteraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 52—54.

Терехин Э. С., Никитичева З. И. Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л., 1981. 228 с.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурно-гистохимические исследования // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Balicka-Iwanowska G. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopétales // Flora. 1899. Bd 86. S. 47—71.

Barnes C. R. The process of fertilization in *Campanula americana* // Bot. Caz. 1885. Vol. 10. P. 349—354.

Berger C. A., Erdelska O. Ultrastructural aspects of the embryo sac of *Jasione montana* L. Cell walls. // Caryologia. 1973. Vol. 25. (Suppl). P. 109—120.

Crété P. Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez le *Trachelium caeruleum* L. // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1948. T. 226. P. 1742—1744.

Crété P. Répartition et intérêt phylogénétique des albumens à formations haustoriales chez les Angiospermes et plus particulièrement chez Gamopétales // Ann. Sci. Nat. Sér. 2. 1951. T. 12. P. 131—191.

Crété P. Contribution à l'étude de l'albumen et de l'embryon chez les *Campanulaceae* et les *Lobeliaceae* // Bull. Soc. bot. Fr. 1956. T. 103. N 7-8-10. P. 446—453.

Dahlgren K. V. O. Postamentbildungen in den Embryosacken der Angiospermen // Bot. Notiser. 1940. N 4. S. 347—369.

Davis G. L. The occurrence of synergid haustoria in *Cotula australis* (Less.) Hauk. f. (*Compositae*) // Austr. Journ. Sci. 1961. Vol. 24. N 2. P. 296—305.

Davis G. L. Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y.—London—Sydney, 1966. 528 p.

D'Hubert E. Recherche sur le sac embryonnaire des plantes grasses // Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 8. 1896. N 2. P. 37—128.

Erdelska O. Embryc sac of the species *Jasione montana* L. studied on living material // Biologia (CSSR). 1968. Vol. 23. N 10. P. 753—758.

Erdelska O. Untersuchung der ersten Entwicklungsphasen von Embryo und Endosperm der Art *Jasione montana* L. an Iebendem Material // Planta. 1969a. Vol. 84. N 1. P. 43—47.

Erdelska O. Les premiéres phases du développement de l'albumen de *Jasione montana* L. Résultats d'une étude microciné // Rev. cytol. biol. végét. 1969b. T. 32. N 3-4. P. 397—400.

Erdelska O. Prefertilization development of ovule of *Jasione montana* L. // Phytomorphology. 1975. Vol. 25. N 1. P. 76—81.

Erdelska O., Klasova A. La région micropylaire du sac embryonnaire de *Jasione montana* L. avant et aprés la fécondation // Bull. Soc. bot. Fr. 1978. T. 125. N 1-2. P. 249—252.

Johansen D. A. Plant embryology. Mass. USA, Waltham, 1950. 305 p.

Jönsson B. Ytterligare bidrag till Kannedomen om Angiospermernas embryosäckutveckling // Bot. Notiser. 1881. N 6. S. 169—187.

Guignard L. Recherches sur le sac embryonnaire der Phanérogames Angiospermes // Ann. Sci. Nat. Bot. 1882. T. 6. N 13. P. 136—199.

Habermann A. Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen // Beih. bot. Centralbl. 1906. Bd. 20. S. 300—317.

Kausic S. B., Subramanyam K. Embryology of *Cephalostigma schimperi* // Bot. Gaz. 1947. Vol. 109. P. 85—90.

Longevialle M. Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez l'*Adenophora bulleyana* Diels (Fisch.) // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1966. T. 262. N 14. P. 1527—1529.

Longevialle M. Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez *Wahlenbergia hederaceae* Reichb. // C. R. Acad. Sci. 1968a. T. 267. N 10. P. 946—949.

Longevialle M. Embryogénie des Campanulacées Développement de l'embryon chez le *Specularia speculum* L. (DC.) // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1968b. T. 266. N 5. P. 461—464.

Longevialle M. Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez *Specularia castellana* Lange // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1969. T. 269. N 8. P. 838—840.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermensamen. Berlin, 1926. 364 S.

Rosen W. Zur Embryologie der Campanulaceen und Lobeliaceen // Acta Hort. Göteb. 1932. Bd 7. S. 31—42.

Rosen W. Endosperm development in *Campanulaceae* and closely related families // Bot. Notiser. 1949. N 2. S. 137—147.

Periasamy K. The ruminate endosperm development and types of rumination // Plant embryology. A symposium. CSJR, New Delhi, 1962. P. 62—74.

Samuelsson G. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Biconnes types // Svensk bot. Tidskr. 1913. Bd 7. H. 2. S. 97—188.

Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Archegoniaten // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1929. Abt. II. Teil 2. Bd X/2. S. 1—689.

Shamrov I. I. Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Int. symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg, 1992a. P. 501—502.

Shamrov I. I. The ovule morphogenesis in *Gagea stipitata* (*Liliaceae*) // Abstr. XII Int. congr. on Sexual Plant Reproduction. USA, Columbus, Ohio, 1992b. P. 62.

Souèges R. Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez le *Campanula patula* // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1936. T. 202. P. 2009—2011.

Souèges R. Embryogénie végétale. Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez le *Jasione montana* L. // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1938. T. 206. P. 278—279.

Subramanyam K. A contribution to the embryology of *Wahlenbergia gracilis* // Proc. Nat. Inst. Sci. India. 1948. Vol. 14. P. 359—366.

Subramanyam K. *Campanulaceae* // Bull. Indian. Nat. Sci. Acad. 1970. N 41. P. 306—312, 313—316, 317—320.

Vesque J. Développement du sac embryonnaire des Phanérogames. Angiospermes // Ann. Sci. Nat. Sér. 6 (bot.). 1878. T. 6. P. 237—285.

Want G. Sporogenesis and embryogeny of *Wahlenbergia bicolor* // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 11. P. 152—167.

Zhinkina N. A., Shamrov I. I. The ovule development in the family *Campanulaceae* // Abstr. XII Int. congr. on Sexual Plant Reproduction. USA, Columbus, Ohio, 1992. P. 83.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 VIII 1993

SUMMARY

The ovule development in *Azorina vidalii* was investigated for the first time. Periclinal divisions of the majority of subepidermal cells of the placenta precede the formation of the ovular primordia. Later on the separate cells of both arising layers divide also periclinally while the adjacent cells divide anticlinally. The ovular primordium consists of epidermis, subepidermis and axial cell row under the archesporial cell. The initials and dynamics of different ovule structures are determined. The ovule is anatropous, unitegmic. According to the nucellus structure, the ovule belongs to the intermediate type: the parietal tissue is absent but there is 1-layered lateral region (without the epidermis). The micropylar part of the nucellus is destroyed during the embryo sac development and its chalazal part is transformed in to column-like podium. The integument is 10—11-layered and is characterized by differentiation of integumentary tapetum. The hypostase consists of 2—3 layers of thin-walled cells with the dense cytoplasm. It is destroyed during the early embryogenesis. There is a well-differentiated vascular strand and placental obturator.

The archesporium is one-celled, megaspore tetrad is linear. The embryo sac develops from chalazal megaspore by Polygonum type. Synergids have filiform apparatus. There are 3 antipodals. Both synergids and antipodals degenerate during the fertilization process. Polar nuclei fuse before fertilization. Embryogenesis conforms to the Solanad type. Endosperm develops by specific variation of cellular type — Azorina variation. It has micropylar and chalazal haustoria.

УДК 581.5

Б. Н. Норин

О ТИПЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ТИПЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ТУНДРАХ И ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЯХ

B. N. NORIN. ON THE VEGETATION TYPE AND THE VEGETATION COVER TYPE IN TUNDRAS AND POLAR DESERTS

Обосновывается необходимость дуалистического подхода к изучению растительности в связи с тем, что в ней существуют как фитоценотически, так и экологически (флористически) обусловленные территориальные единицы (фитоценозы, синузии, семиагрегации, агрегации и др.). На примере растительности полярных пустынь и тундр по мере продвижения от лесотундры к полярной пустыне демонстрируется распад фитоценозов — от появления в них голых пятен (неорганизованных группировок) до полного господства последних на крайних северных пределах суши из-за исчезновения фитоценотической связанности растительности. Существование на суше территориальных единиц-фитохор, фитоценотически связанных и не связанных, свидетельствует о необходимости раздельного их рассмотрения (установления их причинной обусловленности) и классификации, а также разделения понятий «растительность» и «растительный покров».

Анализ растительности Севера, проведенный мною в последние годы на основе собственных исследований (Норин, 1979, 1980б, 1983, 1984, 1987а—в; Норин, Китсинг, 1982), а также многочисленных данных других геоботаников (не ссылаясь на более ранние работы В. Д. Александровой, В. Н. Андреева, Б. Н. Городкова, В. Б. Сочавы, Б. А. Тихомирова и др., из источников последних лет приведу следующее: В. Д. Александрова (1957, 1977, 1980а, б, 1981, 1983), А. Е. Катенин (1977, 1988а, б), Н. В. Матвеева (1979а, б), С. А. Грибова (1980), В. А. Демьянов (1982, 1988), В. В. Мазинг (1982), И. В. Чернядьева (1983, 1986), С. А. Частухина (1984, 1986), В. Б. Куваев (1985), С. С. Холод (1985, 1986а, б, 1988, 1989), Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха (1986)), свидетельствует о необходимости дуалистического подхода к ее изучению и классификации.

Этот анализ показал, что на Севере существуют большие территории, занятые растительностью, характерной чертой которой является отсутствие фитоценозов (растительных сообществ), и широко развиты растительные группировки иного типа. О таких образованиях в других растительных зонах ранее писали многие исследователи (Алехин, 1924; Пачоский, 1925; Гроссгейм, 1929; Сукачев, 1934; Шенников, 1938; Корчагин, 1956, и др.). В. Н. Сукачев отмечал, что в природе имеются участки растительности, где фитоценозов нет, а присутствуют лишь неопределенные группировки (названные им со ссылкой на А. П. Шенникова агрегациями), т. е. группировки разрозненно растущих растений, между которыми нет взаимодействий, нет конкуренции. Однако эти высказывания не получили дальнейшего развития в значительной мере в связи с тем, что в общепризнанном определении фитоценоза для практического использования была принята лишь одна его часть. Приведу одно из наиболее поздних определений Сукачева (1956 : 478): «Под фитоценозом (растительным сообществом) следует понимать всякую, по составу и

сложению однородную на известном протяжении группировку растений, характеризующуюся также однородным характером взаимоотношений между растениями и между ними и средой». Подобные определения фитоценоза давали и другие геоботаники.

При признании и практическом применении первой половины данного определения (однородности состава и сложения сообщества, т. е. морфологической однородности) агрегации с полным правом могут быть отнесены к фитоценозам. При этом должна быть признана, как говорил Б. А. Тихомиров (1946, 1956а, б), «всюдность» существования растительных сообществ в Арктике. В последнее десятилетие это положение активно утверждается в некоторых работах по Северу (Матвеева, 1979а; Чернов, Матвеева, 1979, и др.).

Однако если признать и вторую половину определения фитоценоза (однородный характер взаимоотношений растений), а фитоценология (учение о растительных сообществах) начинается именно и только там, где возникают взаимодействия растений в группировках, то в растительности нетрудно обнаружить существование двух классов растительных группировок: на одном полюсе — это агрегации, т. е. неопределенные группировки крайне разреженных растений с полным отсутствием их взаимовлияния, на другом — ценотически ассоциированные группировки.

Здесь следует пояснить, что понимается под терминами «ценотические отношения» и «ценотическая ассоциированность». Ценотические отношения — это такие топические (средообразующие) воздействия, при которых растения настолько преобразуют экологическую среду, что это отражается на составе или обилии (массе, количестве особей) окружающих их растений. Ценотически ассоциированными растительными группировками (ценотическими системами) являются группировки, состав или обилие растений в которых в той или иной степени регулируется их топическими взаимодействиями (Норин, 1979, 1987а—в).

К классу неопределенных группировок, к ценотически не ассоциированным группировкам, помимо агрегаций следует отнести и так называемые семиагрегации (Александрова, 1981, 1983), которые распространены даже значительно шире агрегаций. В семиагрегациях уже присутствуют зачатки ценотических отношений, простейшие ценотические образования, в которых растения при большей сближенности, чем в агрегациях, начинают ценотически влиять друг на друга в отдельных небольших скоплениях, группах. В то же время семиагрегация в целом ценотически не ассоциирована. И семиагрегации, и агрегации являются территориальными единицами, выделами, обладающими определенными морфологической однородностью, видовым составом и обилием растений, которые регулируются экологическими условиями их местообитаний и условиями заноса зачатков, но не взаимодействиями растений (в семиагрегациях — уже частично ценотическими отношениями, возникающими не во всей растительной группировке, а лишь внутри отдельных, ценотически обособленных друг от друга ее частей). К данному классу могут быть отнесены выделенные Холодом (1989) преташеты и некоторые из его прекомплексов.

К классу ценотически ассоциированных группировок относится широкий спектр образований. Это не только фитоценозы, но и автономно существующие их фрагменты (кономы и ценомы; Ипатов, 1971), а также автономные синузии (не в понимании В. В. Алехина (1935, 1951), а в понимании H. Gams (1918), T. Lippmaa (1933), Х. Х. Трасса (1964) и др.). Все эти ценотические группировки разных рангов, ценотические системы с известной условностью можно называть централизованными (Тахтаджян, 1972; Норин, 1980а, 1987б, 1991). Централизующим элементом в них выступает единый эдификатор, который оказывает однотипное ценотическое топическое воздействие на растения группировки на всем ее протяжении. Состав и сложение таких

группировок регулируются не только первичными экологическими условиями местообитаний и условиями заноса зачатков, но в значительной мере и той фитосредой, какая создается в результате топических влияний растений.

Однако в природе распространены (и, по-видимому, более широко, чем централизованные) интегральные (комплексные) ценотические системы, в которых нет единого эдификатора. Понятие «территориальная интеграция» для тесно связанных фитоценозов разных ассоциаций было предложено В. Б. Сочавой (1972, 1979). Но интеграция присуща не только фитоценозам. В территориальную интегральную систему могут объединяться централизованные системы всех рангов — кономы, ценомы, синузии, имеющие собственных эдификаторов и ценотически взаимодействующие друг с другом как целостные элементы.

Отличие интегральных систем от агрегаций и семиагрегаций состоит в том, что элементы интегральных систем ценотически взаимодействуют, а элементы агрегаций (особи растений) и семиагрегаций (особи, ценоячейки, кономы, ценомы, синузии) — нет.

Растительные группировки того и другого классов (ценотически ассоциированные и ценотически не организованные) являются территориальными выделами, но организация, причинная обусловленность фитоценотических систем и неопределенных группировок различаются принципиально, вследствие чего подходы к изучению, описанию, принципам и методам выделения и классификации этих объектов также должны различаться.

В связи с существованием двух классов растительных группировок — ценотически ассоциированных и неопределенных (ценотически не организованных) — А. П. Шенников (1934) считал необходимым различать «растительность» и «растительный покров». К растительности он относил ту часть растительного покрова, которая составлена фитоценозами, к растительному покрову — и фитоценозы, и агрегации. Позднее А. А. Ниценко (1971) также разделил понятия «растительный покров» и «растительность», но придал им обратный (в отличие от понимания их Шенниковым) смысл, т. е. он считал, что растительный покров обязательно должен быть сомкнутым и состоять только из растительных сообществ, а растительность (как более широкое понятие) — и из растительных сообществ, и из «фитоагрегаций». Более точным является толкование этих понятий Ниценко. Ранее я принимал (Норин, 1966, 1979 и др.) определение Шенникова, но лишь потому, что тогда Ниценко еще не высказывал своих воззрений по данному вопросу. Однако в настоящее время я счел целесообразным относить к растительному покрову лишь ценотически ассоциированные группировки, фитоценотические системы (фитоценозы, синузии, ценомы, кономы, ценоячейки и их интегральные системы), а к растительности — помимо ценотически организованных также неопределенные группировки (агрегации, семиагрегации).

При изучении растительности более или менее больших территорий использование фитоценотических систем разных уровней как единиц исследования часто вызывает значительные трудности, в частности, вследствие того что размеры даже такой ценотической системы, как фитоценоз, нередко очень малы (особенно в тундрах, полярных пустынях, на болотах). Кроме того, и проведение анализа растительности для выяснения ее ценотического сложения — весьма трудная задача, выполнимая иногда лишь при проведении экспериментов, многолетних исследований, инструментальных наблюдений и т. п. Данное обстоятельство привело к тому, что при геоботанических работах единицами (объектами) исследования стали считать в разной степени морфологически однородные территориальные выделы растительности, называя их фитоценозами. Но необходимо обратить внимание на то, что такие морфологические единицы в большинстве случаев не являются фитоценозами. Эти территориальные единицы могут содержать внутри себя набор самых различных

фитоценотических систем, как централизованных, так и интегральных, а кроме того, быть агрегациями или семиагрегациями.

Такие территориальные единицы мною были названы фитохорами (Норин, 1970, 1979). Фитохора понимается как относительно морфологически (по составу и строению) однородный участок растительности, в пределах которого выражена одна фитоценотическая система (фитоценоз, интегральная система) или агрегация либо существует однообразное повторение нескольких фитоценотических систем любых рангов (или фитоценотических систем и агрегаций). Таким образом, фитохора является исходной единицей изучения растительности (понимаемой по: Ниценко, 1971). Применение термина «фитоценохора» (Сочава, 1968, 1970) в данном случае неправомерно, так как в ряде фитохор нет ценотических взаимодействий растений.

Исходными же единицами растительного покрова являются образования разного ранга, разного уровня сложности. Это — и элементарные группировки (ценоячейки, синузии), и более сложные по ярусному сложению группировки (фрагменты фитоценозов — кономы, ценомы), и основная единица растительного покрова — фитоценоз (растительное сообщество). Все они могут быть автономными, т. е. существовать самостоятельно, независимо от других группировок, или же (что бывает чаще) входить в более сложную фитоценотическую систему.

Единицы растительного покрова и единицы растительности занимают определенную, бóльшую или меньшую площадь, т. е. и те, и другие являются территориальными единицами, но единицы растительности — это чисто хорологические образования, а единицы растительного покрова — ценотические. Несмотря на различия принципов выделения этих единиц, их границы в природе в ряде случаев могут совпадать, а именно тогда, когда фитохора представлена одним фитоценозом или одной интегральной фитоценотической системой.

Все эти единицы, как и любые другие объекты, могут быть классифицированы, но подходы к классификации единиц растительности и растительного покрова должны различаться в связи с различием принципов их выделения.

При классификации фитохор как единиц растительности, по-видимому, основными критериями должны являться их горизонтальное сложение (в том числе распределение по площади и соотношение ценотически не ассоциированных и ассоциированных группировок разного ранга), флористический состав и состав биоморф (и экобиоморф).

При классификации фитоценотических систем как единиц растительного покрова основное внимание необходимо обращать на ценотическую роль и характер ценотического топического влияния отдельных биоморф и экобиоморф, ценотическое положение видов в группировках. Сукачев (1944 : 215—216) писал: «... на вопрос, что класть в основу естественной классификации биоценозов, зооценозов и фитоценозов, надо ответить: то, что является сущностью этих явлений, их спецификой, их отличительными признаками от других явлений... Для фитоценоза его основными свойствами, его сущностью, его спецификой является характер взаимодействия растений... Поэтому не экологические свойства, а тем более не условия косной среды должны класться в основу естественной классификации в биогеоценологии, а только что указанные специфические взаимодействия, которые и являются настоящими фитоценотическими признаками». То же самое писал и Шенников (1962 : 127): «Самый существенный, специфический признак, отличающий один тип фитоценоза от других или объединяющий сходные фитоценозы, есть особый, ему свойственный тип взаимоотношений и взаимозависимостей между растениями в нем и между ценозом и средой (экотопом). Мы еще очень мало знаем эти разделяющие и объединяющие признаки и не можем пользоваться ими непосредственно. Но мы можем пользоваться для классификации призна-

ками, которые являются следствием упомянутых взаимосвязей и более доступны для изучения».

Может возникнуть сомнение в возможности и необходимости классификации синузий и фрагментов фитоценозов (кономов и ценомов). Однако опыт классификации синузий уже достаточно большой (Lippmaa, 1933; Du Rietz, 1936; Трасс, 1964, и др.). В некоторых случаях потребуется и классификация кономов и ценомов, особенно последних, так как (что будет видно из дальнейшего нашего рассуждения) фитоценозы некоторых типов в тундрах и полярных пустынях существуют лишь в виде фрагментов, а их синузии могут существовать и автономно, вне фитоценозов.

Исходя из различий единиц (объектов) растительности и растительного покрова, необходимо провести их раздельную иерархическую классификацию, высшими единицами в которой будут типы растительности и типы растительного покрова.

Рассмотрим на примере тундр и полярных пустынь конкретное содержание данных понятий.

Фитоценологические исследования на Крайнем Севере, о которых было сказано в начале статьи, свидетельствуют о том, что по мере продвижения от южных тундр на север до полярных пустынь наблюдаются постепенное упрощение структуры ценотически ассоциированных группировок, т. е. «распад» фитоценозов на отдельные фрагменты, автономные синузии и отдельные растения, а также увеличение площадей открытых группировок (агрегаций, семиагрегаций). Это хорошо прослеживается в работах не только классиков отечественного тундроведения В. Д. Александровой, В. Н. Андреева, Б. Н. Городкова, Ф. В. Самбука, В. Б. Сочавы, Б. А. Тихомирова, но и современных исследователей С. А. Грибовой, А. Е. Катенина, В. В. Мазинга, Н. В. Матвеевой, В. В. Петровского, С. С. Холода, С. А. Частухиной, И. В. Чернядьевой и др.

Мы не будем анализировать все растительные группировки тундр и полярных пустынь, так как для такого рассмотрения недостаточно отдельной статьи, а сосредоточим внимание на так называемых пятнистых тундрах, являющихся одним из типов зональных образований в зоне тундр, и на их аналогах в зоне полярных пустынь. Для этого анализа будут использованы данные из цитированных в начале нашей статьи публикаций, а также результаты собственных исследований.

Пятнистые тундры — характерное ландшафтное образование высокоширотных областей земного шара. Внешне специфичность этого образования заключается в закономерном чередовании пятен почвы, лишенных связных группировок, диаметром от 0.1 до 1.5—2.0 м, составляющих 10—90% площади, и растительного покрова, занимающего межпятновые пространства.

Существует ряд гипотез относительно образования голых пятен в пятнистых тундрах, но до сих пор этот процесс окончательно не выяснен. Факторами пятнообразования считаются мерзлотное полигональное растрескивание грунтов, зимняя ветровая корразия поверхности пятен, осенне-зимнее растрескивание почво-грунтов, «морозное кипение», солифлюкция, смыв и дефляция мелкозема, просадочные (термокарстовые) явления, пучение почво-грунтов и связанные с ним разрывы растительной дернины и др. (Игнатенко, Норин, 1969; Игнатенко и др., 1970).

Геоботаниками до последнего времени не определен ранг группировок пятнистых тундр. Не возвращаясь к воззрениям классиков тундроведения, следует отметить, что и современные исследователи считают участки пятнистой тундры то единым фитоценозом, то комплексом микрогруппировок «голых» пятен, бровок и трещин, то комплексом синузий и т. п. Анализ фактических данных, приведенных в ряде работ (Матвеева, 1968, 1979б; Катенин, 1972, 1988а, б; Грибова, 1980; Чернядьева, 1983, 1986; Холод, 1985, 1986а, б, 1988,

1989; Матвеева, Заноха, 1986; Частухина, 1986), наши собственные материалы (Норин, 1978, 1979; Норин, Китсинг, 1982) и теоретические разработки позволяют мне высказать излагаемое далее толкование фитоценотической структуры пятнистых тундр.

Уже в лесотундре на ряде малоснежных местообитаний на склонах и вершинах холмов появляются кустарничково-моховые, кустарничково-лишайниковые и кустарниково-кустарничково-моховые пятнистые тундры, в которых пятна голого грунта занимают 10—20% площади. На пятнах поселяются водоросли, слоевища накипных лишайников, отдельные экземпляры некоторых мхов, лишайников и цветковых растений, но морозные явления, отмеченные выше, исключают возможность образования ценотически ассоциированных группировок, поэтому здесь существуют лишь агрегации. На межпятновых пространствах развиваются приземистые группировки мхов, лишайников и кустарничков. Экспериментальные исследования взаимодействий растений в группировках (Норин, 1979), наблюдения за микроклиматом (Норин и др., 1970), определение запасов фитомассы (Рахманина, 1974) свидетельствуют о том, что растительность межпятновых участков представляет собой ценотически слабо ассоциированное образование из фрагментов кустарниковых, кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых сообществ и моховых, лишайниковых и кустарничковых синузий. В целом это — фитохора, состоящая из интегральной фитоценотической системы фрагментов фитоценозов, синузий и агрегаций голых пятен.

В зональных группировках южных тундр в основном превалируют фитохоры кустарниковых (ерниковых и ивняковых), а также кустарничково-моховых и травяно-кустарничково-моховых тундр, занимающие площади в десятки и сотни квадратных метров (Катенин, 1972; Грибова, 1980; Матвеева, Заноха, 1986), являющиеся интегральными фитоценотическими системами. То, что такие тундры являются интегральными образованиями из фрагментов фитоценозов и синузий, доказано авторами экспериментальных работ (Норин, 1970, 1979), микроклиматических наблюдений (Норин, Рахманина, 1963; Норин и др., 1970) и данных по распределению фитомассы (Рахманина, 1971, 1974) и корневых систем (Полозова, 1964).

В этих тундрах нередко широко развито пятнообразование. Пятна агрегаций и семиагрегаций занимают 15—50% площадей фитохор, в их составе — слоевища накипных лишайников, печеночные и листостебельные мхи, синезеленые водоросли, а также отдельные экземпляры цветковых растений. Их видовой состав обычно резко отличается от видового состава растительности межпятновых пространств.

Обратим внимание и на то, что в межпятновых интегральных системах некоторые типы фрагментов фитоценозов, в частности ерниковых, нигде не образуют фитоценозов подобных типов на большей площади (Катенин, 1972), т. е. следует признать, что такие фитоценозы существуют лишь в виде фрагментов (Норин, 1979). Правда, некоторые исследователи (Самбук, 1931; Богдановская-Гиенэф, 1938, и др.) утверждают, что тундровые фитоценозы могут достигать полного своего выражения на площадях 1—2 м^2, но можно ли считать группировку с 1—2 кустами *Betula nana* (т. е. коном или ценом) вполне выраженным ерниковым фитоценозом?

В подзоне типичных тундр распространены травяно-моховые, кустарничково-моховые и кустарничково-лишайниковые тундры, в которых еще более широко, чем в южных тундрах, развито пятнообразование. Пятна голого грунта в фитохорах этих тундр занимают в различных регионах от 20 до 65% площади (Матвеева, 1968; Матвеева и др., 1973; Грибова, 1980).

Зональная растительность арктических тундр представлена почти исключительно фитохорами пятнистых и полигонально-пятнистых тундр (Городков, 1935, 1958; Александрова, 1964, 1980а; Матвеева, 1979б; Грибова,

1980), составленных интегральными системами кустарничково(ивково)-моховых, травяно-кустарничково(ивково)-моховых, кустарничковых (дриадовых) фрагментов фитоценозов, моховых и лишайниковых синузий, агрегациями и семиагрегациями голых пятен. Площадь участков неопределенных группировок в них составляет 30—90%. Растительный покров располагается узкими полосами по морозобойным трещинам полигонов, реже он представлен куртинно-подушечным типом распределения, который более широко распространен в горных условиях (Норин, Китсинг, 1982; Чернядьева, 1983, 1986; Частухина, 1986). В куртинных тундрах уже нет сплошной сетки дернины цветковых растений и мхов, отдельные их подушки изолированы друг от друга щебнисто-каменистыми пространствами с одиночными представителями лишайников и мхов или вообще без растений.

Матвеева утверждает (1979б), что корневые системы цветковых растений (в основном дриады) сплошь пронизывают пространство между куртинами; на этом основании она считает микрогруппировки куртин и открытых щебнистых участков единым тундровым фитоценозом. Однако в результате тщательных раскопок корневых систем, проведенных нами в горных куртинных дриадовых тундрах (Частухина, 1984, 1986), это не подтвердилось: корни дриады почти не выходят за пределы проекций куртин. Нужно также отметить, что если бы даже отдельные корни растений разных куртин контактировали, это еще не свидетельствовало бы о ценотическом взаимодействии этих куртин, что, кстати, подтверждается и высказываниями Матвеевой: «Эдифицирующее воздействие на среду здесь относительно локально и направлено в основном по вертикали, ограничено размерами куртин, которые между собой не соприкасаются...» (1979б : 104).

Куртинные тундры по своему сложению уже относятся к промежуточным типам растительности между пятнистыми тундрами и семиагрегациями. Александрова (1983) относит куртинно-подушечный тип распределения растительной дернины, описанный Матвеевой (1979а, б), уже к полярно-пустынному типу растительности.

Согласно данным В. Д. Александровой (1977, 1980а, б, 1881, 1983), Н. В. Матвеевой и Ю. И. Чернова (1976), Н. В. Матвеевой (1979а), В. В. Мазинга (1982), в полярных пустынях наиболее широко развиты открытые группировки (агрегации и семиагрегации) из господствующих споровых и одиночных цветковых растений или без них. Характерной особенностью фитохор является то, что в них агрегации и семиагрегации не сочетаются с интегральными ценотическими системами, как это было в расположенных южнее пятнистых тундрах, а заполняют всю площадь фитохор. В семиагрегациях наряду с одиночными растениями распространены фрагменты фитоценозов (в основном кономы) из цветковых растений и мхов (в основном печеночных) и накипных лишайников, которым Александрова (1983) придает ранг нанофитоценозов, а Мазинг (1982) — ранг микроценозов. Однако Мазинг одновременно с этим пишет: «Отдельные дернинки (его микроценозы — *Б. Н.*) могут объединяться в бордюры вокруг „медальонов“ голого грунта, однако взаимовлияние между ними явно ничтожное, и они не образуют целостных группировок высшего уровня, типа фитоценоза в общепринятом понимании. Поэтому о растительных сообществах в полярной пустыне можно говорить только в смысле однотипных сочетаний отдельных взаимонесвязанных мохово-лишайниковых синузий...» (1982 : 15). И Александрова, и Мазинг отмечают широкое распространение в семиагрегациях не связанных друг с другом синузий.

Таким образом, мы установили, что при движении с юга на север — от лесотундры до полярных пустынь — увеличиваются площади открытых группировок, изменяются структуры фитохор — от ценотически связанных фитоценозов и их фрагментов с отдельными вкраплениями агрегаций на пятнах голого грунта до полного господства в них ценотически не ассоциированных

группировок. При этом необходимо подчеркнуть, что размеры ценотически ассоциированных единиц существенно уменьшаются; это связано с явлениями «нанизма» растений (Мазинг, 1982) и «миниатюризации жизни» (Матвеева, Чернов, 1976), которые влекут за собой резкое ослабление и исчезновение ценотического топического влияния растений. Следствие этого — не только уменьшение линейных размеров ценотически ассоциированных единиц, но и распад фитоценозов вначале на интегральные системы, а в дальнейшем на несвязанные, самостоятельно существующие их фрагменты. Данное явление правильнее рассматривать не как распад фитоценозов, а как то, что в крайних условиях существования растений фитоценозы (в полном их выражении) не создаются, а возникают лишь их зачатки в виде автономно существующих фрагментов (ценомов, кономов, синузий), при некоторой оптимизации условий ассоциирующихся в интегральные ценотические системы и при дальнейшей оптимизации объединяющихся в фитоценозы.

Автономное существование ценотических образований разного ранга, казалось бы, исключает возможности объединения их в единую классификацию, а диктует создание раздельных классификаций синузий, ценомов и кономов. Но путь к созданию единой классификации подсказывается существующей практикой выделения ассоциаций. Общеизвестно, что нет абсолютно одинаковых фитоценозов, однако из суммирования признаков какого-то числа сообществ складывается представление об определенном их типе-ассоциации. Подобный метод позволяет получить представление о фитоценозе по отдельным его фрагментам, т. е., объединяя фрагменты по каким-либо признакам (эдификаторы, биоморфы, флористический состав и т. д., и т. п.) в определенных типах фитохор, на определенных местообитаниях, можно представить состав и строение абстрактного фитоценоза, а затем такие абстрактные фитоценозы классифицировать как конкретные. Аналогичный метод отнесения фрагментов фитоценозов к тому или иному типу фитоценоза уже был применен Холодом (1986а). Таким образом можно создать единую классификацию разных единиц растительного покрова, выделить тип растительного покрова, несмотря на его существование в виде разных форм и рангов.

То, что возможно выделение типа растительности как одной из высших категорий классификации фитохор, не может вызывать никаких сомнений, тем более что существующие классификации «растительности» в значительной мере являются классификациями фитохор. Здесь уместно вспомнить опыт тундроведов — выделение «типов тундр» Самбуком (1931), явившихся прообразом тундровых фитохор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности // Тез. докл. Делегатск. съезда Всесоюз. бот. о-ва (9—15 мая 1957 г.). Л., 1957. Вып. 4. Секция флоры и растительности. Ч. 2. С. 3—8.

Александрова В. Д. Арктические тундры СССР: Докл. по опубл. работам ... на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. Л., 1964. 43 с.

Александрова В. Д. Структура растительных группировок полярной пустыни о-ва Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 26—36.

Александрова В. Д. Арктические тундры // Растительность европейской части СССР. Л., 1980а. С. 44—52.

Александрова В. Д. Полярные пустыни // Там же. 1980б. С. 23—27.

Александрова В. Д. Открытые растительные группировки полярной пустыни о-ва Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 636—649.

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Алехин В. В. Что такое растительное сообщество (растительное сообщество как выражение социальной жизни у растений)? Л., 1924. 76 с.

Алехин В. В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 22—34.

Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. М., 1951. 512 с.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Природные условия и оленьи пастбища острова Колгуева // Тр. Ин-та полярного земледелия и животноводства. Сер. оленеводство. 1938. Вып. 2. С. 5—161.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.—Л., 1935. 142 с.

Городков Б. Н. Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.—Л., 1958. Вып.3. С. 59—94.

Грибова С. А. Тундры // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 29—42.

Гроссгейм А. А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана // Тр. по геобот. обслед. пастбищ ССР Азербайджана. Сер. А. (Зимние пастбища). Баку, 1929. Вып. 1. С. 1—74.

Демьянов В. А. Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 500—507.

Демьянов В. А. О понятиях «редколесье» и «редина» в тундроведении // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1313—1318.

Игнатенко И. В., Норин Б. Н. Динамика пятнистых тундр восточноевропейского Севера // Проблемы ботаники. Л., 1969. Т. 11. С. 72—90.

Игнатенко И. В., Норин Б. Н., Друзина В. Д. О зональных особенностях пятнистых тундр северо-востока европейской части СССР // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 106—113.

Ипатов В. С. Исследования структуры растительных сообществ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1971. 42 с.

Катенин А. Е. Растительность лесотундрового стационара // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л., 1972. С. 118—259.

Катенин А. Е. Особенности классификации растительных сообществ тундровой зоны // V Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Тез. докл. Новосибирск, 1977. С. 34—38.

Катенин А. Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988а. Т. 73. № 2. С. 186—197.

Катенин А. Е. Растительность северного равнинного побережья Чукотского полуострова в нижнем течении реки Амгуэмы // Бот. журн. 1988б. Т. 73. № 9. С. 1235—1245.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. М., 1985. 78 с.

Корчагин А. А. К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М., 1956. С. 306—320.

Мазинг В. В. Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. 1982. Вып. 590. С. 3—21.

Матвеева Н. В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1588—1603.

Матвеева Н. В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а. С. 5—28.

Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (Северо-Восточный Таймыр) // Там же. 1979б. С. 78—109.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Растительность южных тундр на Западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 5—67.

Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. Краткий очерк о растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 7—49.

Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 297—312.

Ниценко А. А. О типе растительного покрова // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 4. С. 559—562.

Норин Б. Н. О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 11. С. 1547—1563.

Норин Б. Н. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 170—183.

Норин Б. Н. Растительный покров центральной части урочища Ары-Мас // Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978. С. 133—162.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Норин Б. Н. Растительное сообщество как система // Бот. журн. 1980а. Т. 65. № 4. С. 478—484.

Норин Б. Н. Фитоценотическая организация некоторых типов растительного покрова Крайнего Севера // Бот. журн. 1980б. Т. 65. № 11. С. 1531—1542.

Норин Б. Н. Растительный покров: ценотическая организация и объекты классификации // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1449—1455.

Норин Б. Н. Флористическая, экологическая и фитоценологическая интерпретации строения растительного покрова // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 273—282.

Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 9. С. 1161—1174.

Норин Б. Н. Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 10. С. 1297—1309.

Норин Б. Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987в. Т. 72. № 11. С. 1427—1435.

Норин Б. Н. Структурно-функциональная организация фитоценозов // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 37—48.

Норин Б. Н., Китсинг Л. И. Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 15—25.

Норин Б. Н., Рахманина А. Т. Взаимосвязь микроклимата и структуры растительного покрова в лесотундре // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 10. С. 1409—1423.

Норин Б. Н., Солоневич Н. Г., Боч М. С. Микроклимат // Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., 1970. С. 87—138.

Пачоский И. К. Социальный принцип в растительном царстве // Журн. Русск. бот. о-ва. 1925. Т. 10. № 1-2. С. 121—133.

Полозова Т. Г. Корневая система карликовой березки *Betula nana* L. в лесотундре Большеземельской тундры // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 3. С. 387—395.

Рахманина А. Т. Надземная и подземная фитомасса некоторых сообществ восточноевропейской лесотундры // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., 1971. С. 37—42.

Рахманина А. Т. Запасы надземной и подземной фитомассы в типичных сообществах восточноевропейской лесотундры // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 777—794.

Самбук Ф. В. Методика маршрутных исследований тундровых пастбищ // Тр. Полярной комиссии АН СССР. 1931. Вып. 6. С. 1—48.

Сочава В. Б. Растительные сообщества и динамика природных систем // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 20. С. 12—22.

Сочава В. Б. Теоретические положения топологии степных геосистем // Топология степных геосистем. Л., 1970. С. 3—12.

Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л., 1972. С. 3—18.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 189 с.

Сукачев В. Н. Что такое фитоценоз? // Сов. ботаника. 1934. № 45. С. 4—18.

Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биогеоценологии // Журн. общ. биол. 1944. Т. 5. № 4. С. 213—227.

Сукачев В. Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 4. С. 476—486.

Тахтаджян А. Л. Тектология: история и проблемы // Системные исследования. Ежегодник 1971. М., 1972. С. 200—279.

Тихомиров Б. А. К филоценогенезу некоторых растительных формаций арктической Евразии // Бот. журн. 1946. Т. 31. № 6. С. 27—41.

Тихомиров Б. А. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л., 1956а. С. 537—557.

Тихомиров Б. А. Некоторые особенности снежного покрова тундры и его влияние на существование растительности // Снег и талые воды. М., 1956б. С. 206—239.

Трасс Х. Х. Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии // Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту, 1964. С. 82—111.

Холод С. С. Опыт построения системы территориальных единиц (ТЕ) растительного покрова (на примере тундр Западной Чукотки) // Тр. VII Конф. молодых ученых Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1985. № 6591-85. С. 184—195.

Холод С. С. Структура растительного покрова и ее отражение на геоботанических картах (на примере тундр Западной Чукотки): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986а. 18 с.

Холод С. С. Типы неоднородности растительного покрова южной части о. Врангеля в связи с пятнообразованием // Тр. I Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Ч. 2. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1986б. № 6847а-В86. С. 44—61.

Холод С. С. Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты // Геоботаническое картографирование 1988. Л., 1988. С. 28—38.

Холод С. С. Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова (на примере арктической тундры о-ва Врангеля) // Геоботаническое картографирование 1989. Л., 1989. С. 61—71.

Частухина С. А. Открытые растительные группировки плато Путорана (северо-запад Среднесибирского плоскогорья) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 10. С. 1363—1370.

Частухина С. А. Структура растительности горных тундр плато Путорана: Автореф. дис. .... канд. биол. наук. Л., 1986. 22 с.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Чернядьева И. В. Растительность горных тундр северо-запада плато Путорана // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 6. С. 803—812.

Чернядьева И. В. Растительность гольцового пояса // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 253—278.

Шенников А. П. Что такое геоботаника? (К методологии геоботаники) // Бот. журн. 1934. Т. 19. № 4. С. 393—401.

Шенников А. П. Дарвинизм и фитоценология // Сов. ботаника. 1938. № 3. С. 5—18.

Шенников А. П. К созданию единой естественной классификации растительности // Проблемы ботаники. М.—Л., 1962. Т. 6. С. 124—132.

Du Rietz G. E. Classification and nomenclature of vegetation units // Svensk Bot. Tidskr. 1936. Bd 30. H. 3. S. 580—589.

Gams H. Prinsipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie von H. Gams // Vierteljahrssch. Naturforsch. Ges. Zürich. 1918. Bd 63. S. 293—493.

Lippmaa T. Teimeühingute uurimise metoodika ja Eesti teimeühingute klassifikatiooni pohijooni // Loodusuurijate Seltsi Aruannetest. 1933. Vol. 39. Fasc. 1-2. S. 1—169.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XI 1993

SUMMARY

In the vegetation of the Far North a gradual degradation of phytocoenoses is traced northward from forest-tundra to polar deserts, namely, expansion of the agregation areas of barren patches (uncertain groupings) up to their complete dominance in polar deserts, that is the destruction of phytocoenotic relationships in plants or the impossibilities of their origin under the extreme conditions. The conclusion on the necessity of dual approach to vegetation study is made because there are both territorial vegetation groupings connected phytocoenotically (synusia, phytocoenoses, coenomes, conomes, etc.) and groupings conditioned entirely floristically, without any phytocoenotic links among the plants. This situation demands a separate classifications for vegetation and for vegetation cover: types of vegetation and types of vegetation cover.

УДК 581.5 : 581.9 (571.651)

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

О ФЛОРЕ БАССЕЙНА РЕКИ ВАТАМКАЙВААМ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

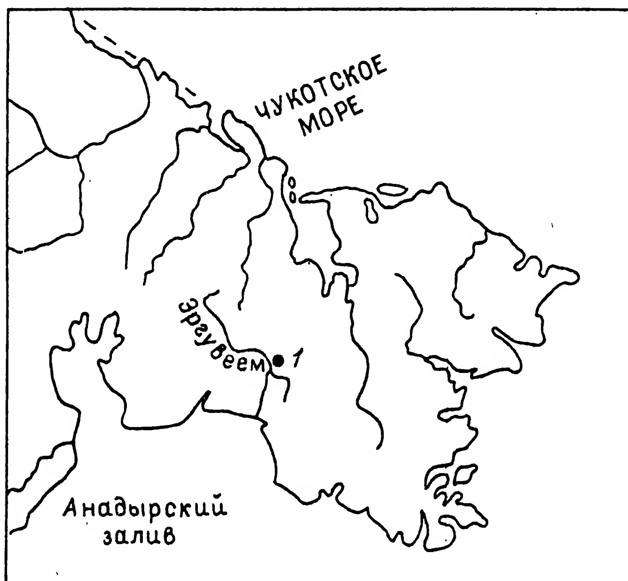
V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. ON THE FLORA OF THE VATAMKAYVAAM RIVER BASIN (CHUKCHI PENINSULA)

Рассмотрена и проанализирована локальная флора одной из территорий, расположенных в срединной части Чукотского п-ова — в бассейне р. Эргувеем. В этой флоре насчитывается 300 видов, она имеет много признаков, присущих локальным флорам Приамгуэмского флористического округа, и одновременно включает в себя целый ряд элементов, характерных для Крайневосточного округа Чукотской провинции. Обсуждается возможность уточнения границ флористических округов.

Исследованиями флоры Чукотского п-ова, начатыми еще в прошлом веке, к настоящему времени охвачена обширная территория, и сейчас полуостров может считаться одним из наиболее посещаемых флористами районов Северо-Восточной Азии. На основе этих исследований опубликованы многочисленные и интереснейшие работы, внесшие существенный вклад во многие разделы естествознания.

Предлагаемая публикация представляет собой итог изучения флоры небольшого района в центре полуострова, где флористические исследования до сих пор проводились наименее интенсивно. Эта территория примыкает к р. Эргувеем, впадающей в Анадырский залив Берингова моря, и охватывает бассейн р. Ватамкайваам — левого притока р. Эргувеем (см. рисунок). Для краткости далее будем именовать эту территорию «Ватамкай», а исследованную здесь флору — локальной флорой (ЛФ) «Ватамкай». Впервые флора здесь была обследована одним из авторов (В. В. Петровским) в 1967 г. В процессе этого исследования было выявлено 250 видов сосудистых растений. В последующие годы (1969, 1970) в этом районе продолжили флористические сборы другие коллекторы, и список выявленной локальной флоры увеличился до 300 видов (Галанин, 1973; Юрцев и др., 1973).

Обследованный нами район расположен в самой узкой срединной части полуострова и представляет собой низкогорную часть восточной окраины Чукотского нагорья. Большинство крупных речных долин здесь ориентировано в меридиональном направлении, и вследствие этого район оказывается наиболее подверженным влиянию господствующих северных ветров. Защищенные от их воздействия местообитания заметно отличаются по характеру растительности и составу парциальных флор. Именно в таких местах наблюдаются заросли кустарниковых ив и произрастает большинство гемихионофильных видов, относящихся к бореальной фракции флоры. На большей же части территории доминируют травяно-кустарничковые и травяно-мохово-лишайниковые тундры разного состава. Наиболее обширные площади заняты различными вариантами дриадовых тундр с доминированием *Dryas punctata* на плоских вершинах, пологих склонах, дренированных террасах. Очень характерны куртинные



Местонахождение локальной флоры.

1 — центр территории ЛФ р. Ватамкайваам.

дриадовые тундры на щебнистых склонах, где незадернованный щебень составляет до 50—70% поверхности. На менее дренированных склонах и террасах обычны кочкарные кустарничково-пушицевые тундры с *Eriophorum vaginatum*, *Betula exilis* и эрикоидными кустарничками, а в сырых депрессиях — гигрофитные пушицево-осоковые сообщества с господством *Eriophorum polystachyon, Carex aquatilis* subsp. *stans*. Сравнительно мягкие формы рельефа обусловливают небольшое разнообразие типов местообитаний, и бóльшая часть видов расселяется достаточно широко в разных элементах ландшафта. Лишь некоторые флористические раритеты приурочены к специфическим экотопам. О характере распределения видов можно судить по представленному далее аннотированному списку локальной флоры «Ватамкай». Номенклатура видов дана в соответствии с «Арктической флорой СССР» (1979—1987) и «Обзором географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры» (Юрцев и др., 1979).

Woodsia glabella R. Br. — очень редко, на каменистых склонах.

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — обычно, по берегам водотоков, у снежников, на пойменных террасах.

E. variegatum Schleich. — нечасто, на галечниках ручьев и речек.

Lycopodium alpinum L. — очень редко, на местах снежников, у подножий склонов.

L. selago L. subsp. *arcticum* Tolm. — очень редко, на речных террасах.

Selaginella sibirica (Milde) Hieron — обычно, на щебнистых склонах.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — почти повсеместно, кроме сырых депрессий; как правило, в заметном обилии.

H. pauciflora R. Br. — нечасто, в сырых депрессиях.

Alopecurus alpinus Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. — редко, на местах снежников.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — обычно, в сухих тундрах, на галечниках и речных террасах.

A. latifoia (R. Br.) Griseb. — обычно, у водотоков, водоемов, во влажных и сырых тундрах.

Agrostis vinealis Schreb. subsp. *kudoi* (Honda) Tzvel. — редко, иногда встречается в обилии на сухих пойменных террасах р. Эргувеем.

Calamagrostis arctica Vasey — редко, на щебнистых южных склонах, сухих террасах.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — нередко, во многих типах тундр и на лугах пойм.

C. langsdorffii (Link) Trin. — редко, в поймах рек и ручьев.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Scherb. — обычно, в сырых и влажных тундрах; в заметном обилии отмечается в пойменных лугах.

C. purpurascens R. Br. — обычно, в сухих щебнистых тундрах на вершинах гребней.

C. purpurea (Trin.) Trin. — обычно, почти повсеместно в поймах.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. — нечасто, в сырых пятнистых тундрах.

D. sukatschewii (Popl.) Roshev. — нечасто, на галечниках рек и ручьев.

Trisetum spicatum (L.) K. Richt. — почти повсеместно, кроме сырых и заболоченных тундр, нередко в заметном обилии.

Pleuropogon sabinii R. Br. — нечасто, на сырых галечниках.

Poa arctica R. Br. — широко, в заметном обилии отмечается почти во всех типах тундр.

P. alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky — нередко, в поймах ручьев и рек.

P. glauca Vahl — нечасто, в щебнистых тундрах и на террасах рек.

P. malacantha Kom. — нередко, в щебнистых и пятнистых тундрах, на галечниках.

P. paucispicula Scribn. et Merr. — нередко, в луговых группировках у водотоков и снежников.

P. pseudoabbreviata Roshev. — нередко, в щебнистых и пятнистых тундрах, на галечниках.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — обычно, по берегам водоемов и водотоков.

Dupontia psilosantha Rupr. — нередко, в сырых тундрах по берегам водоемов, на сырых аллювиях рек.

Phippsia algida (Soland.) R. Br. — нечасто, по берегам водоемов.

Puccinellia wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel. — нечасто, на пятнах суглинка в полосах обогащенного стока.

P. hauptiana (V. Krecz.) Kitag. — редко, у жилья и дорог.

Festuca altaica Trin. — нередко, на пойменных террасах.

F. brachyphylla Schult. et Schult. fil. — широко и в заметном обилии встречается в тундрах нижнего пояса гор и на пойменных террасах.

F. brevissima Jurtz. — обычно, в пятнистых и щебнистых тундрах на осыпях и галечниках.

F. hyperborea Holmen — нередко, на щебнистых склонах, на аллювиях ручьев.

F. rubra L. — нечасто, в поймах рек.

Bromus pumpellianus Scribn. — нечасто, в пойменных лугах.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. — обычно, на теплых склонах и горных террасах, в песчаных поймах.

Hordeum jubatum L. — редко, у жилья. Вероятно, заносное.

Eriophorum callitrix Cham. ex C. A. Mey. — нечасто, в сырых пятнистых тундрах.

E. medium Anderss. — нередко, доминирует в травяных сообществах сырых депрессий.

E. polystachyon L. — доминирует в сырых пушицевых и пушицево-осоковых (с *Carex aquatilis* subsp. *stans*) тундрах.

E. russeolum Fries — нечасто, в сырых депрессиях пойм.

E. scheuchzeri Hoppe — редко, в сырых поймах.

E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve — нечасто, на пятнах суглинка.

E. vaginatum L. — доминирует в кочкарных пушицевых тундрах совместно с *Carex lugens*.

Baeothryon caespitosum (L.) A. Dietr. — нередко, в сырых депрессиях на склонах и террасах, местами обильно.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. — обычно, на сухих пойменных террасах, уступах склонов, буграх, местами обильно.

K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *subgolarctica* Egor. — нечасто, но иногда обильно в полосах обогащенного карбонатами стока.

Scirpus maximowiczii C. B. Clarke — нечасто, в полосах обогащенного карбонатами стока.

Carex atrofusca Schkuhr — редко, в полосах обогащенного стока.

C. aquatilis Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult. — доминирует в сырых депрессиях на пологих склонах и пойменных террасах.

C. eleusinoides Turcz. ex Kunth — нечасто, на галечниках рек и ручьев.

C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. — обычно, во влажных тундрах на склонах и уступах сопок, на террасах рек.

C. holostoma Drej. — нечасто, в сырых тундрах на склонах и террасах.

C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev. — нечасто, в полосах обогащенного стока в пятнистых тундрах.

C. lugens H. T. Holm — доминирует во влажных тундрах на террасах, пологих склонах и плоских водоразделах.

C. melanocarpa Cham. ex Trautv. — нечасто, в травяных тундрах на дренированных склонах и террасах.

C. membranacea Hook. — редко, в поймах и полосах обогащенного стока.

C. misandra R. Br. — часто и местами обильно, во влажных пятнистых травяных тундрах на террасах, уступах, у водотоков.

C. nesophila H. T. Holm — нередко, на сухих дренированных склонах и террасах.

C. podocarpa R. Br. — обычно, во влажных тундрах, у снежников, на пойменых террасах.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith — нередко, в сырых депрессиях в пушицево-осоковых группировках, местами обильно.

C. rotundata Wahlenb. — нередко, в заболоченных тундрах.

C. rupestris Bell. ex All. — широко и в заметном обилии встречается в сухих щебнистых тундрах.

C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — обычно, в сырых депрессиях поймы, у водотоков.

C. scirpoidea Michx. — обычно, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах и уступах.

C. tripartita All. — нечасто, на местах снежников, на влажных пойменных террасах.

C. vaginata Tausch — широко и местами обильно, во влажных кустарничково-травяных тундрах.

C. williamsii Britt. — обычно, во влажных тундрах на склонах, уступах и террасах.

Juncus albescens (Lange) Fern. — редко, в полосах обогащенного стока.

J. biglumis L. — широко и местами обильно, в сырых пятнистых тундрах, по берегам водоемов, на галечниках, у снежников.

J. castaneus Smith — нередко, на сырых аллювиях, у водотоков.

J. triglumis L. — нечасто, в полосах обогащенного стока.

Lusula beringensis Tolm. — часто, в щебнистых тундрах, на осыпях, галечниках и сухих террасах.

L. confusa Lindeb. — обычно, в травяных и травяно-кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *kjellmanniana* Tolm. — часто, в поймах, по берегам водотоков, на обнажениях торфа, по дорожным колеям.

L. nivalis (Laest.) Spreng. — нередко, в сырых пятнистых тундрах.

L. rufescens Fisch. ex E. Mey. — редко, в травяных сообществах пойм.

L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil. — нередко, в травяных тундрах на склонах, террасах и в поймах.

L. unalaschkensis (Buchenau) Satake — обычно, на местах снежников в поймах.

L. wahlenbergii Rupr. — обычно, в сырых травяных и травяно-кустарничковых тундрах.

Tofieldia coccinea Richards. — нередко, во влажных травяно-кустарничковых тундрах.

Veratrum oxysepalum Turcz. — нередко, в травяных тундрах поймы.

Allium schoenoprasum L. — редко, в поймах рек.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. — часто, в щебнистых тундрах разных типов.

Salix alaxensis Cov. — нередко, в поймах рек и ручьев, у подножий склонов.

S. arctica Pall. — редко, в щебнистых тундрах, в поймах.

S. chamissonis Anderss. — обычно, на местах снежников, на террасах пойм.

S. fuscescens Anderss. — обычно, в сырых пушицевых и осоковых тундрах на склонах и террасах.

S. glauca L. — нечасто, в поймах ручьев, в защищенных ложбинах.

S. hastata L. — нечасто, на пойменных террасах, у водотоков.

S. nummularia Anderss. — обычно, на песках и галечниках пойм.

S. phlebophylla Anderss. — обычно, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах, местами обильно.

S. polaris Wahlenb. — нередко, у водотоков, на местах снежников.

C. pulchra Cham. — обычно, в сырых и влажных тундрах всех типов, доминирует в травяно-кустарничковых сообществах в поймах.

S. reptans Rupr. — нечасто, на песчаных участках пойм.

S. reticulata L. — часто, у водотоков, снежников, в сырых тундрах пойм.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. — обычно, на пойменных террасах, в пятнистых тундрах на склонах и уступах.

S. sphenophylla A. Skvorts. — обычно, в щебнистых и пятнистых тундрах, на сухих пойменных террасах.

Betula exilis Sukacz. — обычно, в сырых кустарничково-пушицево-осоковых и влажных кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

Oxyria digyna (L.) Hill — обычно, в местах снежников, в сырых поймах, у водотоков.

Rumex arcticus Trautv. — нечасто, в сырых поймах.

R. beringensis Jurtz. et Petrovsky — обычно, на песках и галечниках поймы.

Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky — часто, в травяных тундрах у водотоков, снежников, в поймах.

P. tripterocarpum A. Gray — обычно, в тундрах всех типов.

P. viviparum L. — обычно, в тундрах всех типов.

Koenigia islandica L. — нечасто, на пятнах суглинка в пятнистых тундрах, на сырых аллювиях.

Claytoina acutifolia Pall. ex Schult. — нечасто, во влажных травяно-кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

C. arctica Adams — редко, на щебнистых склонах.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — нечасто, на пойменных террасах.

S. edwardsii R. Br. — нередко, в щебнистых и пятнистых тундрах на галечниках.

S. fischeriana Sér. — редко, на галечниках ручьев и рек.

S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir. — редко, на местах снежников, в поймах ручьев.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. — нечасто, в щебнистых и пятнистых тундрах, на галечниках ручьев.

C. jenisejense Hult. — редко, на аллювиях рек и ручьев.

C. regelii Ostenf. — редко, на местах снежников.

Sagina intermedia Fenzl — часто, на галечниках и пятнах суглинка в пятнистых тундрах.

Minuartia biflora (L.) Schinz et Tell. — редко, на местах снежников, на сырых аллювиях.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. — обычно, в щебнистых и пятнистых тундрах на террасах пойм.

M. obtusiloba (Rydb.) Hause — нередко, в щебнистых тундрах и на сухих пойменных террасах.

M. rossii (R. Br.) Graebn. subsp. *elegans* (Cham. et Schlecht.) Rebr. — нередко, в пятнистых тундрах, в полосах стока обогащенных карбонатами вод.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern — нечасто, на щебнистых склонах, вершинах, сухих галечниках.

M. stricta (Sw.) Hiern — обычно, в пятнистых тундрах в полосах стока.

Arenaria capillaris Poir. — редко, на сухих пойменных террасах.

Wilhelmsia physodes (Sér.) McNeil — нечасто, на пойменных песках и галечниках.

Silene acaulis (L.) Jacq. — нечасто, во влажных щебнистых и пятнистых тундрах, в полосах подтока обогащенных кальцием вод.

S. stenophylla Ledeb. — нередко, в щебнистых тундрах на сухих пойменных террасах.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan. — нечасто, в щебнистых и пятнистых тундрах, на галечниках.

G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan. — нечасто, в сырых тундрах у водотоков.

Caltha arctica R. Br. — обычно, на сырых участках пойм.

Aconitum delphinifolium DC. subsp. *paradoxum* (Reichenb.) Hult. — редко, на береговых склонах южных экспозиций.

A. productum Reichenb. — обычно, по берегам водотоков, на сырых пойменных террасах.

Anemone parviflora Michx. — редко, на хорошо дренированных местах снежников.

A. richardsonii Hook. — обычно, у снежников, в пойменных зарослях кустарников.

A. sibirica L. — нечасто, в травяных и кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge — обычно, в пятнистых тундрах на уступах и склонах сопок.

Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm. — обычно, в сырых пятнистых тундрах, у водотоков, в полосах обогащенного стока.

Ranunculus hyperboreus Rottb. — нечасто, по берегам озер и стариц.

R. gmelinii DC. — редко, на сырых аллювиях рек.

R. nivalis L. — нечасто, у снежников, на сырых галечниках.

R. pallasii Schlecht. — нечасто, в озерках поймы.

R. pygmaeus Wahlenb. — нередко на сырых аллювиях, обильно в местах снежников.

R. reptans L. — редко, на сырых аллювиях рек.

R. sulphureus C. J. Phipps — редко, в местах снежников, на галечниках ручьев.

Thalictrum alpinum L. — нечасто, во влажных пятнистых тундрах, по берегам водотоков, у снежников.

Papaver macounii Greene subsp. *discolor* (Hult.) Rändel — нечасто, по берегам водотоков, в сырых ложбинах.

P. microcarpum DC. — редко, на сухих галечниках.

P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky — нечасто, по берегам водотоков, во влажных пятнистых и щебнистых тундрах.

Corydalis arctica M. Pop. — нечасто, у водотоков.

Eutrema edwardsii R. Br. — редко, в пятнистых и щебнистых тундрах.

Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz — очень редко, у нор сусликов.

Ermania parryoides Cham. ex Botsch. — нечасто, на осыпях и в щебнистых тундрах на склонах и вершинах.

Erysimum pallasii (Pursh) Fern. — редко, на щебнистых склонах.

Cardamine bellidifolia L. — обычно, у снежников, в каменистых россыпях, на галечниках, по берегам водотоков, в пятнистых и щебнистых тундрах.

C. digitata Richards. — нечасто, в сырых пятнистых тундрах.

C. hyperborea O. E. Schulz — нечасто, у водотоков, на местах снежников, на сырых аллювиях.

C. pratensis L. — редко, в сырых поймах.

Arabis umbrosa Turcz. — нечасто, на песках и галечниках поймы.

Parrya nudicaulis (L.) Regel — обычно, на галечниках, в щебнистых и пятнистых тундрах. Вид представлен двумя расами — subsp. *nudicaulis* и subsp. *septentrionalis* Hult.

Draba barbata Pohle — нечасто, на галечниках, в сырых пятнистых тундрах.

D. hirta L. — редко, на скалах-останцах.

D. juvenilis Kom. — редко, на сырых аллювиях, у снежников.

D. lonchocarpa Rydb. — редко, на щебнистых южных склонах.

D. nivalis Liljebl. — обычно, на галечниках, в щебнистых тундрах.

D. pilosa DC. — редко, в полосах обогащенного стока.

D. pseudopilosa Pohle — нечасто, в полосах стока, у водотоков.

D. stenopetala Trautv. — нередко, на галечниках, в щебнистых тундрах.

Cochlearia arctica Schlecht. — редко, в полосах обогащенного стока.

C. groenlandica L. — очень редко, сорное у жилья.

Rhodiola rosea L. subsp. *integrifolia* (Raf.) Petrovsky — нередко, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

R. rosea L. s. str. — редко, у скал-останцов.

Saxifraga cernua L. — почти повсеместно, но наиболее часто и обильно в пойме.

S. davurica Willd. — обычно, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

S. eschscholtzii Sternb. — обычно, в щебнистых и каменистых тундрах на склонах, террасах, вершинах.

S. foliolosa R. Br. — обычно, в сырых тундрах, на аллювиях, у водотоков.

S. funstonii (Small) Fedde — обычно, во всех вариантах тундр, кроме сырых травяно-моховых и заболоченных травяно-кустарничковых.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. subsp. *hieracifolia* — редко, по берегам водотоков.

S. hieracifolia subsp. *longifolia* (Engl. et Irmsch.) Jurtz. et Petrovsky — обычно, по берегам водотоков, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

S. hirculus L. — нечасто, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока, у водотоков.

S. hyperborea R. Br. — нередко, по берегам водотоков, у снежников, на сырых аллювиях.

S. monticola (Small) Fedde — очень редко, на сухих речных террасах.

S. nelsoniana D. Don — нечасто, у водотоков, снежников, на аллювиях и сырых осыпях северных склонов.

S. nivalis L. — редко, на щебнистых склонах у скал.

S. oppositifolia L. subsp. *smalliana* (Engl. et Irmsch.) Hult. — очень редко, в полосах обогащенного стока, на склонах.

S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky — обычно, у снежников, по берегам водотоков.

S. serpyllifolia Pursh — редко, на щебнисто-мелкоземистых субстратах на северных склонах, среди каменистых россыпей.

S. setigera Pursh — редко, в пятнистых тундрах.

S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith — редко, на местах снежников на склонах северных экспозиций.

Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries — редко, в поймах ручьев.

Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. — обычно, в поймах ручьев.

Spiraea beauverdiana Schneid. — редко, на теплых дренированных участках южных склонов.

Rubus arcticus L. — редко, на пойменных террасах.

R. chamaemorus L. — нередко, в сырых травяно-кустарничковых тундрах.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz — редко, на теплых, защищенных от ветров склонах, на сухих пойменных террасах.

Comarum palustre L. — обычно, в сырых травяных группировках речных пойм.

Potentilla biflora Willd. — нечасто, в пятнистых кустарничково-травянистых тундрах, в полосах подтока обогащенных кальцием вод.

P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. — редко, на щебнистых южных склонах.

P. elegans Cham. et Schlecht. — обычно, на осыпях, в щебнистых тундрах.

P. hyparctica Malté — редко, в поймах ручьев и речек.

P. hyparctica Malté subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky — очень редко, в поймах, у снежников.

P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. — нечасто, на щебнистых южных склонах.

P. subvahliana Jurtz. — редко, в пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

P. uniflora Ledeb. — нередко, в щебнистых тундрах, на сухих пойменных террасах.

P. villosula Jurtz. — редко, на осыпях, щебнистых склонах.

Acomastylis rossii (R. Br.) Greene — редко, у водотоков, снежников.

Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle — нередко, в щебнистых тундрах на склонах, террасах и вершинах.

Dryas chamissonis Spreng. — редко, в полосах обогащенного стока в пятнистых тундрах.

D. incisa Juz. — обычно, доминирует в сырых кустарничково-травяных тундрах, в местах подтока обогащенных карбонатами вод.

D. integrifolia Vahl — редко, в полосах обогащенного стока.

D. punctata Juz. — обычно, доминирует в дриадовых и кустарничково-травяных тундрах.

Sanguisorba officinalis L. — редко, в пойме реки.

Astragalus alpinus L. — нечасто, во влажных пятнистых тундрах в поймах ручьев и речек.

A. frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult. — редко, среди кустарников в поймах.

A. tugarinovii N. Basil. — нечасто, в щебнистых тундрах на склонах.

A. umbellatus Bunge — редко, в пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

Oxytropis czukotica Jurtz. — обычно, в щебнистых тундрах разных типов.

O. maydelliana Trautv. — нередко, в кустарничково-травяных тундрах на склонах и террасах.

O. mertensiana Turcz. — нередко, в сырых пятнистых тундрах.

O. vassilczenkoi Jurtz. — очень редко, на сухих пойменных террасах.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Tell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. — обычно, в травяно-кустарничковых и травяных тундрах на склонах и террасах.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — редко, в кустарничково-травяных тундрах на террасах.

Viola epipsiloides A. et D. Löve — редко, в поймах ручьев.

Chamerion angustifolium (L.) Holub — очень редко, у нор сусликов.

C. latifolium (L.) Holub — обычно, на сухих пойменных террасах, теплых щебнистых склонах.

Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. — редко, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

Hippuris vulgaris L. — редко, в озерках поймы.

Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm. — нечасто, в сухих травяно-дриадовых тундрах, на пойменных террасах.

Pyrola rotundifolia L. s. l. — нечасто, на теплых защищенных склонах и пойменных террасах.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — редко, среди пойменных кустарников.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — нередко, в кустарничковых и травяно-кустарничковых тундрах.

Rhododendron camtschaticum Pall. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах, на осыпях, в пятнистых тундрах.

R. parvifolium Adams — нередко, в кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

Loiseleuria procumbens (L.) Desv. — нередко, на сухих пойменных террасах и щебнистых склонах.

Cassiope tetragona (L.) D. Don — нередко, по краям снежников, на склонах северных экспозиций, в микроложбинах.

Andromeda polifolia L. — нередко, в сырых тундрах, в полосах обогащенного стока.

Arctous alpina (L.) Niedenzu — обычно, на пойменных террасах, в кустарничковых и травяно-кустарничковых тундрах, местами обильно.

Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange — обычно, почти повсеместно, кроме галечников и мест снежников.

V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — нередко, почти повсеместно, кроме галечников и мест снежников.

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai — нередко, в щебнисто-мелкоземистых кустарничковых тундрах на склонах и вершинах, местами обильно.

Primula tschuktschorum Kjellm. — нечасто, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока, у снежников, по берегам водотоков, местами обильно.

Androsace chamaejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov — нечасто, на галечниках, в травяно-кустарничковых тундрах.

A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult. — обычно, на галечниках и в щебнистых тундрах.

Dodecateon frigidum Cham. et Schlecht. — нечасто, на галечниках, у снежников, на влажных террасах поймы.

Armeria maritima (Mill.) Willd. — нечасто, на пойменных террасах и галечниках рек.

Gentiana algida Pall. — нечасто, по берегам водотоков, в сырых пятнистых тундрах.

G. glauca Pall. — нечасто, на местах снежников, у водотоков, на влажных пойменных террасах.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — обычно, во влажных травяных тундрах на речных террасах.

Eritrichium aretioides (Cham.) DC. — редко, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

E. tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky — редко, в щебнистых тундрах.

Lagotis minor (Willd.) Standl. — нередко, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

Castilleja elegans Maltè — очень редко, на теплых южных склонах.

Pedicularis amoena Adams ex Stev. — обычно, в щебнистых тундрах на теплых склонах.

P. capitata Adams — нередко, в травяных и травяно-кустарничковых тундрах.

P. lanata Cham. et Schlecht. — нередко, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах.

P. langsdorffii Fisch. ex Stev. — нередко, в сырых и влажных травяно-кустарничковых тундрах южного пояса.

P. lapponica L. — нередко, в травяных и травяно-кустарничковых тундрах, у водотоков.

P. oederi Vahl — нечасто, в сырых пятнистых тундрах, по краям водотоков, на местах снежников.

P. pennellii Hult. — обычно, в переувлажненных пушицево-осоковых тундрах.

P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult. — нередко, в сырых депрессиях.

P. sudetica subsp. *interioroides* Hult. — нередко, в сырых пятнистых тундрах на склонах и террасах.

P. verticillata L. — нечасто, на влажных пойменных террасах и аллювиях ручьев.

P. villosa Ledeb. — редко, на щебнистых южных склонах.

Galium boreale L. — нечасто, на пойменных террасах.

Valeriana capitata Pall. — почти повсеместно, кроме сухих щебнистых склонов и вершин.

Campanula uniflora L. — редко, на пойменных террасах и галечниках.

C. tschuktschorum Jurtz. et Fed. — очень редко, в травяных группировках пойм.

Solidago compacta Turcz. — нечасто, в пойменных луговинах.

Aster sibiricus L. — нечасто, в пойменных луговинах.

Erigeron humilis J. Grah. — редко, на местах снежников, на сырых аллювиях.

Antennaria dioiciformis Kom. — очень редко, на пойменных террасах.

A. friesiana (Trautv.) Ekman subsp. *friesiana* — обычно, на сухих пойменных террасах, в щебнистых тундрах разного состава.

A. friesiana (Trautv.) Ekman subsp. *beringensis* Petrovsky — нередко, в щебнистых тундрах на выходах основных пород.

A. villifera Boris. — редко, в поймах ручьев и речек.

Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov — обычно, на местах снежников, в поймах, в травяно-кустарничковых тундрах.

A. borealis Pall. — обычно, на пойменных террасах и галечниках.

A. furcata Bieb. — обычно, в травяно-кустарничковых тундрах.

A. globularia Bess. — нечасто, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

A. glomerata Ledeb. — нечасто, на галечниках, осыпях, в щебнистых тундрах.

A. tilesii Ledeb. — обычно, на аллювиях, в пойменных луговинах.

Petasites frigidus (L.) Gass. — обычно, у водотоков, в сырых травяных и травяно-кустарничковых тундрах.

P. glacialis (Ledeb.) Polunin — обычно, у снежников, на аллювиях, в сырых и влажных пятнистых тундрах.

Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin — почти повсеместно, кроме сырых пушицево-осоковых тундр.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — нечасто, в сырых травяных тундрах.

S. congestus (R. Br.) DC. — редко, как заносное у жилья.

S. frigidus (Richards.) Hook. — нечасто, у водотоков.

S. kjellmannii A. Pors. — нередко, в сырых пятнистых тундрах, в полосах обогащенного стока.

S. resedifolius Less. — редко, на щебнисто-мелкоземистых склонах.

S. tundricola Tolm. subsp. *lindstroemii* (Ostenf.) Korobkov — нечасто, на пойменных террасах, на местах снежников.

Saussurea angustifolia (Willd.) DC. — нередко, на береговых склонах южных экспозиций.

S. tilesii Ledeb. — нередко, в травяно-кустарничковых тундрах.

Taraxacum alaskanum Rydb. — нечасто, на местах снежников.

T. korjakorum Charkev. et Tzvel. — редко, на пойменных террасах и галечниках.

T. lateritium Dahlst. — нередко, на пойменных террасах.

T. macilentum Dahlst. — обычно, в пойменных луговинах.

T. sibiricum Dahlst. — нечасто, на местах снежников.

T. zhukovae Tzvel. — нечасто, у водотоков, на местах снежников.

Crepis nana Richards. — редко, на осыпях и галечниках.

По соотношению географических элементов и таксономической структуре ЛФ «Ватамкай» характеризуется как флора с отчетливым преобладанием видов арктической фракции и большим числом свойственных Восточной Чукотке чукотско-западноамериканских таксонов (см. таблицу). Это позволяет определить данную ЛФ как флору, безусловно, арктическую по широтно-географическим параметрам и включающую в себя бóльшую часть долготно-географических элементов, присущих локальным флорам Чукотской флористической провинции. Для более точного определения типологического статуса ЛФ «Ватамкай» имеется возможность сравнить ее с локальными флорами близлежащих территорий района среднего течения р. Амгуэмы, расположенных несколько западнее (Петровский, Плиева, 1990), и локальными флорами нескольких пунктов, находящихся восточнее бассейна р. Ватамкайваам (Секретарева, 1993).

При сравнении с флорами территорий, лежащих западнее, сразу обращает на себя внимание появление в заметном обилии «восточных» элементов, главным образом видов чукотско-западноамериканской группы:[1] *Puccinellia wrightii*, ***Rumex beringensis*, ***Aconitum paradoxum*, *Solidago compacta*, ***Saussurea angustifolia*, *Antennaria friesiana* subsp. *beringensis*. В то же время здесь отсутствуют такие более или менее обычные западносибирские и восточносибирские виды, как **Helictotrichon dahuricum*, *H. krylovii*, *Festuca lenensis*, **Roegneria jacutensis*, *Salix krylovii*, *S. tshuktschorum*, *Lychnis subirica*, *Saxifraga punctata*, **Potentilla anachoretica*, *P. tomentulosa*, *P. tschukotica*, *Astragalus pseudadsurgens*, **A. schelichovii*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus oxyodontus*, *Artemisia arctisibirica*, *A. kruhsiana*. Не встречены также виды, тяготеющие к

[1] Здесь и далее: * виды, известные восточнее из единичных или немногих пунктов; ** виды, известные западнее из немногих пунктов.

Соотношение географических элементов в локальной флоре «Ватамкай» и в ЛФ близлежащих территорий (в числителе — число видов, в знаменателе — % от всей ЛФ)

Географические группы	Локальные флоры						
	метеостанция Перевальная*	пос. Геологический*	р. Ватамкайваам	р. Уккенивеем**	р. Песцовая**	пос. Провидения**	пос. Сиреники**
Долготные							
Циркумполярная	91/32.2	110/34.6	102/34.0	129/39.0	118/37.1	108/39.9	97/39.9
Чукотско-западноамериканская	30/10.8	32/10.1	42/14.0	50/15.2	50/15.7	49/18.1	42/17.3
Восточносибирско-западноамериканская	34/12.3	38/11.9	35/11.7	33/10.0	28/8.8	26/9.6	23/9.4
Сибирско-американская	17/6.1	20/6.3	20/6.7	18/5.5	16/5.0	13/4.8	13/5.3
Евразийско-западноамериканская	20/7.2	23/7.2	20/6.7	16/4.8	19/6.0	16/5.9	16/6.6
Сибирско-западноамериканская	15/5.4	23/7.2	17/5.7	23/7.0	22/6.9	18/6.6	16/6.6
Восточносибирская	20/7.2	19/6.0	15/5.0	6/1.8	9/2.8	5/1.9	6/2.5
Чукотско-охотская	16/5.8	15/4.7	13/4.3	11/3.3	13/4.1	12/4.4	9/3.7
Чукотско-американская	8/2.9	6/1.9	11/3.7	20/6.1	21/6.5	11/4.1	9/3.7
Восточносибирско-американская	9/3.3	14/4.4	11/3.7	10/3.1	11/3.6	4/1.5	5/2.1
Евразийская	11/4.0	11/3.5	7/2.3	4/1.2	5/1.6	2/0.7	1/0.4
Сибирская	4/1.4	5/1.6	4/1.3	4/1.2	—	2/0.7	1/0.4
Чукотско-американо-евразийская	2/0.7	2/0.6	3/1.0	6/1.8	6/1.9	5/1.9	5/2.1
Всего во флорах	277/100.0	318/100.0	300/100.0	330/100.0	318/100.0	271/100.0	243/100.0
Широтные							
Арктическая	21/7.6	24/7.6	38/12.1	56/16.9	44/13.8	40/14.8	33/13.6
Метаарктическая	72/26.0	79/24.8	85/28.3	94/28.5	93/29.3	90/33.2	77/31.7
Арктоальпийская	60/21.7	70/22.0	71/23.7	61/18.5	50/15.7	47/17.3	40/16.4
Гипоарктическая	34/12.3	38/12.0	27/9.0	33/10.0	34/10.7	32/11.8	30/12.3
Гипоарктомонтанная	43/15.5	47/14.8	41/13.7	40/12.2	41/12.9	32/11.8	33/13.6
Арктобореальная	40/14.4	51/16.0	33/11.0	39/11.8	40/12.6	20/7.4	20/8.2
Бореальная	7/2.5	9/2.8	5/1.6	7/2.1	16/5.0	10/3.7	10/4.2
Всего во флорах	277/100.0	318/100.0	300/100.0	330/100.0	318/100.0	271/100.0	243/100.0

Примечание. Скорректированные данные приводятся из работ: * Петровский, Плиева, 1990; ** Секретарева, 1993.

местообитаниям, характерным для районов с континентальным климатом: *Poa arctostepporum*, **Festuca auriculata*, **Carex obtusata*, *C. spaniocarpa*, *Salix anadyrensis*, *S. boganidensis*, *Cerastium arvense*, *Silene repens*, **Draba cinerea*, **Potentilla arenosa*, **P. borealis*, *P. petrovskyi*, *P. pulviniformis*, *P. tikhomirovii*, **Rosa acicularis*, **Cnidium cnidiifolium* и др.

При сравнении ЛФ «Ватамкай» с флорами районов, расположенных восточнее, выявлено следующее.

1. В бассейне р. Ватамкайваам не обнаружены многие характерные для востока Чукотского п-ова таксоны, например *Pucciphippsia tschuktschorum*, *Carex hepburnii*, *Claytonia eschscholtzii*, *C. sarmentosa*, *Armeria longipedunculata*, *Cardamine microphylla*, *Arabis kamtschatica*, *Saxifraga bracteata*, *S. nudicaulis*, *Dryas ajanensis*, ***Oxytropis gorodkovii*, *O. borealis*, *Hedysarum mackenzii*, *Geranium eryanthum*, *Chamaepericlimenum suecicum*, ***Primula borealis*, ***Gentiana prostrata*, ***G. propinqua*, *Antennaria compacta*, *Artemisia senjavinensis*, *A. arctica* subsp. *arctica*, *Hulteniella integrifolia*. Также не найдены встречающиеся и западнее, и восточнее бассейна р. Ватамкайваам такие виды, как *Lycopodium alpinum*, *Festuca viviparoides*, *F. baffinensis*, *Kobresia sibirica*, *Salix lanata*, *Alnus fruticosa*, *Delphinium chamissonis*, *Cardamine victoris*, *Draba eschscholtzii*, *Chrysosplenium wrightii*, *Phyllodoce coerulea*, *Eritrichium villosum*, *Myosotis asiatica*, *Linnaea borealis*, *Crepis chrysanta* и ряд других.

2. В бассейне р. Ватамкайваам отмечены крайневосточные форпосты сибирских и восточносибирских видов (*Aconitum productum*, *Papaver paucistaminum*, **Oxytropis vassilczenkoi*, **Pedicularis amoena*, *P. fillosa*), обозначившие определенный флористический рубеж на Чукотском п-ове.

3. Территория ЛФ «Ватамкай» находится в зоне перекрытия краевых частей ареалов целой группы восточносибирских, чукотско-западноамериканских и чукотско-американских видов.

Таким образом, в ЛФ «Ватамкай» одновременно присутствуют элементы, присущие флорам как Континентально-Чукотской, так и Берингийско-Чукотской подпровинций. Именно такими особенностями отличается флора Приамгуэмского переходного флористического округа (ср.: Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978; Петровский, Плиева, 1990). В то же время, если исходить из схемы флористических подразделений Чукотки, предложенной Б. А. Юрцевым (1974), территория ЛФ «Ватамкай» относится к Колючинскому флористическому округу. К сожалению, отличительные особенности флоры этого округа недостаточно выявлены, не разработана должным образом и основа его территориального ограничения. Учитывая то, что в бассейне р. Ватамкайваам установлены западные пределы регулярного распространения (на Чукотском п-ове) по крайней мере 6 таксонов (*Puccinellia wrightii*, *Rumex beringensis*, *Aconitum paradoxum*, *Solidago compacta*, *Saussurea angustifolia*, *Antennaria friesiana* subsp. *beringensis*), эти пределы можно было бы принять за естественную границу Колючинского округа. Такой подход может быть оправдан и тем, что на этой же территории обозначены восточные пределы восточносибирских видов *Aconitum productum*, *Papaver paucistaminum*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Pedicularis amoena*, *P. villosa*. Прохождение в относительно неширокой полосе целой серии флористических границ мы вправе рассматривать как свидетельство существования определенного флористического рубежа, на оценку ранга которого в данный момент не может не влиять недостаточная изученность флоры региона. К тому же именно на этом рубеже отмечается заметное изменение в соотношении географических элементов: происходит резкое уменьшение числа восточносибирских, евразийских и сибирских видов, а также значительное увеличение числа чукотско-западноамериканских и чукотско-американо-евразийских видов (см. таблицу).

Если при последующем флористическом изучении близлежащих территорий не будут выявлены противоречащие этому факты, то западную границу Ко-

лючинского округа следует провести в соответствии с западными пределами ареалов упомянутых выше 6 видов (*Rumex beringensis, Solidago compacta* и др.), ориентируясь также на восточные границы ареалов вышеназванных восточносибирских видов (*Aconitum productum, Pedicularis amoena, P. villosa* и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 7—10 / Под ред. А. И. Толмачева, Б. А. Юрцева. М.—Л., 1979—1987.

Галанин А. В. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры, их выделение и анализ // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1608—1618.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре восточной части Чукотского нагорья // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1509—1521.

Секретарева Н. А. Сравнительная характеристика флор окрестностей бухты Пенкигней и близлежащих территорий (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 35—53.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. В., Катенин А. Е., Кожевников Ю. П., Коробков А. А., Петровский В. В., Плиева Т. В., Разживин В. Ю., Тараскина Н. Н. Флористические находки в Чукотской тундре. I // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 283—324.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—106.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 II 1994

SUMMARY

The local flora of the Vatamkayvaam River basin includes 300 species of vascular plants. This flora is the natural complex containing some elements specific for local floras of the Amguema floristic district and Easternmost district of Chukotka floristic province. The peripheral parts of the areas of some species from east-siberian, chukotkan and chukotka-american geographic groups overlap on the territory of local flora «Vatamkayvaam River». In the basin of Vatamkayvaam River the western borders of areas of *Puccinellia wrightii, Rumex beringensis, Aconitum paradoxum, Solidago compacta* and *Saussurea angustifolia* are lying as well as the eastern borders of areas of *Aconitum productum, Papaver paucistaminum, Oxytropis vassilczenkoi, Pedicularis amoena* and *P. villosa*. Thus a certain floristic frontier is situated on the territory of Vatamkayvaam River basin. This frontier may be proposed as the natural boundary between Amguema district and Easternmost district of Chukotka floristic province.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.973

М. Н. Плеханова

О НОВОМ НАЗВАНИИ ВИДА *LONICERA REGELIANA* BOCZKARN. (*CAPRIFOLIACEAE*)

M. N. PLEKHANOVA. ON THE NEW NAME FOR A SPECIES *LONICERA REGELIANA* BOCZKARN. (*CAPRIFOLIACEAE*)

Показано, что *Lonicera regeliana* Boczkarn. является поздним омонимом действительно обнародованного вида *Lonicera regeliana* Petzold et Kirchner. Предложено новое название — *Lonicera boczkarnikovae* Plekhanova nom. nov.

В 1975 г. Н. М. Бочкарникова описала новый вид жимолости *Lonicera regeliana* Boczkarn. в составе подсекции *Caeruleae* Rehd. секции *Isika* (Adans) Rehd., не приняв во внимание то обстоятельство, что вид жимолости с подобным названием, но основанный на другом типе, был обнародован ранее.

Вид *L. regeliana* Petzold et Kirchner был действительно обнародован в 1864 г. Спустя несколько лет, в 1878 г., он послужил базионимом для *L. chrysantha* f. *regeliana* (Petzold et Kirchner) Zab. Во «Флоре СССР» (т. 23) оба названных таксона приведены А. И. Поярковой (1958) среди синонимов *L. gibbiflora* (Rupr.) O. Dippel (подсекция *Ochranthae* Rehd. секции *Coeloxylosteum* Rehd.). В описании последнего вида есть непрямое указание на то, что Пояркова считает мелкоцветковые образцы *L. gibbiflora* особой формой, но не дает ей названия, в то время как другие авторы считают эти образцы видом *L. regeliana* Petzold et Kirchner или формой *L. chrysantha* f. *regeliana* (Petzold et Kirchner) Zab. В. А. Недолужко (1984) приводит *L. regeliana* Petzold et Kirchner в числе синонимов *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb. s. l. в составе подсекции *Lonicera* одноименной секции.

Наличие одинаковых названий у 2 филогенетически отдаленных видов из рода *Lonicera* вносит путаницу (Wahlberg, Jeppsson, 1992) в номенклатуру культивируемых растений и их дикорастущих сородичей.

Предлагаем новое название для вида *L. regeliana* Boczkarn., данное в память о Бочкарниковой, впервые выделившей и описавшей этот вид в составе подсекции голубых жимолостей.

Lonicera boczkarnikovae Plekhanova nom. nov. — *L. regeliana* Boczkarn. 1975, Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 54, 1 : 241, non Petzold et Kirchner, 1864. — Жимолость Бочкарниковой.

Typus: Приморский край, Шкотовский р-н, в 25 км от с. Новая Москва, плато в редком горном лиственничном лесу, 20 V 1961, собрала Н. Бочкарникова (WIR).

Основными признаками, по которым *L. boczkarnikovae* отличается от других видов жимолости из подсекции *Caeruleae*, являются, как это подчеркивала Бочкарникова, тонкая жилковатая листовая пластинка широкоовальной или яйцевидной формы, с округлым или сердцевидным основанием, с обеих сторон густо опушенная щетинистыми волосками; щетинистое, рыжеватое опушение

побегов, сохраняющееся на 1—2-летних ветвях, трубчатые цветки, соплодия со складчато-бугристой, часто щетинисто опушенной поверхностью.

За годы, прошедшие после описания данного вида, Бочкарниковой, Сабитовым и автором настоящей статьи выявлены новые крупные популяции *L. boczkarnikovae* на юге Приморского края: в Чугуевском р-не — в окрестностях сел Архиповка, Верхняя Бреевка, Медвежий Кут (р. Поперечка), Ясное; в Лазовском р-не — на трассе Лазо—Сергеевка (32-й км, у кордона Лазовского заповедника), в окр. с. Лесное. *L. boczkarnikovae* встречается в следующих сообществах: редкостойном лиственничнике, белоберезняке кустарниковом, ельнике долинном. Все вновь выявленные местообитания *L. boczkarnikovae* характеризуются условиями достаточного увлажнения (окраины болот, поймы рек и ручьев).

Установлено, что все популяции данного вида диплоидны, 2n = 18 (Бочкарникова, 1978; Санкина, Жолобова, 1981; Мочалова, Плеханова, 1986). Выявлены его отличия от других видов жимолости из подсекции *Caeruleae* по количественному и качественному составу фенольных соединений плодов. Таковыми являются повышенное содержание хлорогеновой кислоты и ее изомеров, в 2—3 раза превышающее соответствующие показатели у других видов из подсекции голубых жимолостей, а также уникальное сочетание флавонолов и флавонов, не встречающееся у других видов этой таксономической группы. Флавонолы и флавоны в плодах *L. boczkarnikovae* представлены только рутином и изокверцитрином. Полностью отсутствуют кверцитрин, лютеолин и диосмин, в разных сочетаниях характерные для других видов *Lonicera* из подсекции *Caeruleae* (Плеханова и др., 1993).

По анатомическому строению листа *L. boczkarnikovae* также отличается от других видов жимолости из подсекции *Caeruleae*. Помимо достоверных количественно морфологических отличий характерным элементом анатомического строения является наличие многоклеточных волосков с крупной железистой головкой на верхушке (Корешкова, Бочкарникова, 1976; Плеханова, Соколова, 1992).

Таким образом, вид *L. boczkarnikovae* реально существует в природе и является эндемиком юга Приморского края. Он отличается от других видов жимолости из подсекции *Caeruleae* четкими морфолого-анатомическими признаками, диплоидным набором хромосом, качественным и количественным составом фенольных соединений плодов.

Этот вид используется в селекции жимолости на Дальневосточной (г. Владивосток) и Павловской (г. Павловск Ленинградской обл.) опытных станциях Всероссийского института растениеводства, в Научно-исследовательском институте садоводства Сибири (г. Барнаул), во Всероссийском научно-исследовательском институте садоводства (г. Мичуринск).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочкарникова Н. М. Новый вид жимолости // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1975. Т. 54. Вып. 1. С. 241—244.

Бочкарникова Н. М. Виды жимолости в культуре // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1978. Т. 62. Вып. 2. С. 82—91.

Корешева Р. Н., Бочкарникова Н. М. Сравнительно-анатомическое исследование листа видов голубых жимолостей // Бюл. ВИР. 1976. Вып. 54. С. 54—60.

Мочалова О. В., Плеханова М. Н. К вопросу о плоидности видов жимолости подсекции *Caeruleae* // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1986. Т. 106. С. 76—78.

Недолужко В. А. Конспект видов рода *Lonicera* L. (*Caprifoliaceae*) советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 366—370.

Плеханова М. Н., Соколова Е. А. Морфолого-анатомическая характеристика листа жимолости подсекции *Caeruleae* // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1992. Т. 146. С. 97—109.

Плеханова М. Н., Стрельцина С. А., Ростова Н. С. Фенольные соединения плодов рода *Lonicera* // Раст. ресурсы. 1993. Т. 59. Вып. 2. С. 16—25.
Пояркова А. И. Жимолость — *Lonicera* L. // Флора СССР. 1958. Т. 23. С. 467—573.
Санкина А. С., Жолобова З. П. Цитологическая оценка селекционного материала по жимолости // Сибирск. вестн. с.-хоз. науки. 1981. № 6. С. 32—35.
Wahlberg K., Jeppsson N. Development of cultivars and growing techniques for Sea Buckthorn, Black Chokeberry, Honeysuckle and Rowan// Balsgard-Institutionen for Horticulturell Växtförädling. Kristianstad, 1992. S. 86—109.

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 24 II 1994

SUMMARY

The name *Lonicera regeliana* Boczkarn. 1975 (sect. *Isika* (Adans) Rehd.) is replaced by *Lonicera boczkarnikovae* Plekhanova nom. nov. because of the existence of the earlier homonym, *Lonicera regeliana* Petzold et Kirchner, 1864 (sect. *Coeloxylosteum* Rehd.).

УДК 582.542.2 : 581.331.2

М. С. Новоселова

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОДА *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*)

M. S. NOVOSELOVA. PALINOLOGICAL STUDY OF THE GENUS *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*)

Изучено строение оболочки пыльцевых зерен 10 видов рода *Eriophorum* на световом микроскопе; скульптура экзины 12 видов исследована на сканирующем электронном микроскопе. Обнаружены небольшие различия в скульптуре экзины у разных таксонов. Сделан вывод о невозможности применения большинства признаков оболочки пыльцевых зерен в целях систематики рода.

Исследование пыльцевых зерен видов рода *Eriophorum* L. проводилось для выяснения возможности применения палинологических признаков в систематике рода. Литературные данные о строении пыльцы пушиц очень немногочисленны. Л. А. Куприянова (1948), давая общую палинологическую характеристику сем. *Cyperaceae* и приводя описания пыльцевых зерен нескольких видов осоковых, отмечает, что аналогичное строение имеет и пыльца *Eriophorum*. Пыльцевые зерна 4 видов пушиц (*E. gracile* Koch, *E. latifolium* Hoppe, *E. scheuchzeri* Hoppe, *E. vaginatum* L.) были изучены В. Ф. Тарасевич (1983) на световом микроскопе.

Методика и результаты

Пыльца 10 видов *Eriophorum* (см. таблицу) обрабатывалась ацетолизным методом и изучалась в световом микроскопе при максимальном увеличении (объектив ×90 с иммерсией). Измерения проводились с помощью винтового окуляр-микрометра. Данные о строении пыльцевых зерен *E. gracile, E. latifolium, E. scheuchzeri* и *E. vaginatum* взяты из работы Тарасевич (1983). На сканирующем электронном микроскопе была исследована скульптура экзины всех видов, приведенных в таблице, за исключением *E. microstachyum* и *E. scheuchzeri.*

Пыльцевые зерна рода *Eriophorum* 5-апертурные, яйцевидные или пирамидальные, с ребрами, с полюса в очертании округло-4-угольные или округлые; дистальный конец расширенный, усеченный, слабо закругленный, иногда почти плоский, проксимальный вытянутый, обычно несколько сужен-

ный, закругленный (см. таблицу-вклейку, *1*); продольная ось 30—52.8 мкм, наибольшая ширина 27.3—43.7 мкм. Апертуры большей частью крупные, с трещиноватыми краями, полярная округлая, латеральные эллиптические или округлые. Мембрана апертур скульптурирована площадками экзины, в очертании округлыми или многоугольными. Экзина тонкая, 0.7—1.2 мкм; скульптура мелкобугорчатая или бугорчатая.

В препаратах всегда присутствует очень большое количество деформированных пыльцевых зерен; на это обстоятельство указывала Тарасевич (1983, 1992). Деформированные зерна бывают сильно сжатыми по граням, в очертании практически треугольными или, наоборот, сильно вздутыми, в очертании почти округлыми. Вероятно, деформация значительно влияет и на форму апертур: они могут становиться треугольными и даже щелевидными.

Обсуждение результатов

Пыльцевые зерна *Eriophorum* имеют очень однообразное строение в пределах рода, что не позволяет использовать их признаки в целях систематики. Исключение составляет скульптура экзины. У большинства исследованных видов экзина мелкобугорчатая, у 2 видов — *E. virginicum, E. crinigerum* (см. таблицу-вклейку, *2, 3*) — она более крупнобугорчатая. Этим подтверждается их обособленное положение в системах ряда авторов (Palla, 1896; Raymond, 1954; Oteng-Yeboah, 1974). Интересно отметить, что подобная скульптура в сем. *Cyperaceae* известна только у видов рода *Fimbristylis* Vahl. и некоторых видов рода *Carex* (Тарасевич, 1983, 1992).

Заметим также, что в экзине одноколосковых пушиц (*E. vaginatum* и др.) стерженьки выдаются над поверхностью значительно сильнее (см. таблицу-вклейку, *4*), чем у многоколосковых видов (*E. polystachyon* и др.) (см. таблицу-вклейку, *5*).

Куприянова (1948), давая общую характеристику пыльцы осоковых, отмечает, что пыльцевое зерно имеет одну полярную и три боковые поры. Автор добавляет, что подобное строение характерно для многих изученных ею родов, в том числе *Eriophorum*. Мы же наблюдали пыльцевые зерна с одной полярной и четырьмя боковыми порами, что совпадает с описаниями Тарасевич (1983).

В заключение выражаю глубокую благодарность В. Ф. Тарасевич и другим сотрудникам лаборатории палинологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН за помощь, оказанную при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Куприянова Л. А. Морфология пыльцы однодольных растений // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. 1948. Вып. 7. С. 163—262.

Тарасевич В. Ф. Семейство *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л., 1983. Т. 3. С. 90—111.

Тарасевич В. Ф. Палинологическое изучение рода *Carex* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 4—15.

Oteng-Yeboah A. A. Taxonomic studies in *Cyperaceae—Cyperoideae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1974. Vol. 33. N 2. P. 311—316.

Palla E. Zur Systematik der Gattung *Eriophorum* // Bot. Zeit. 1896. Jahr. 54. Abt. I. S. 141—158.

Raymond M. What is *Eriophorum chamissonis* C. A. Mey.? // Svensk Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. H. 1. S. 65—82.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 I 1994

Виды	Длина, мкм	Ширина, мкм	Диаметр полярной поры, мкм
E. japonicum Maxim.	(35)45.8—52.8	(27.5)34.4—39.9	10.7—17.7
E. crinigerum (A. Gray) Beetle	41.7—45.8	30.5—39.3	12.7—14.0
E. comosum Nees	(25.8)35.3—46.5	(26.6)27.9—34.5	8.9—14.5
E. microstachyum Boeck.	36.2—45.9	29.3—37.8	10.7—17.6
E. virginicum L.	(38.4)40.4—40.8(59.9)	35.9—45.6	9.3—15.0
E. gracile Koch	33.0—36.2	28.9—34.1	10.1—13.2
E. latifolium Hoppe	(38.4)42.0—46.2	28.1—32.0	11.9—13.4
E. viridicarinatum (Engelm.) Fernald	(30.0)41.7—49.2	(29.9)32.3—43.7	11.4—15.8
E. polystachyon L.	43.0—47.8	(30.0)32.9—39.9	10.0—15.0
E. scheuchzeri Hoppe	37.8—41.5	33.6—36.4(39.9)	10.1—12.3
E. russeolum Fries	(37.7)38.7—43.5(48.2)	(26.3)27.3—42.8	12.0—15.0
E. vaginatum L.	52.1—54.5	38.0—43.1	8.4—11.5
E. humile Turcz. ex Steud.	37.7—42.2	27.2—36.9	12.1—15.7
E. brachyantherum Trautv. et Mey.	(34.9)35.3—45.0	(26.3)30.1—38.7(41.8)	8.7—11.4

SUMMARY

The structure of pollen grains in 10 species of *Eriophorum* was studied with light microscopy; the exine structure of 12 species was examined with scanning electron microscopy. The conclusion was made that the majority of pollen grain characters can not be used as an aid in the taxonomy. Some differences were found in the exine structure.

УДК 581.48

Е. Н. Немирович-Данченко

СТРОЕНИЕ СЕМЯН *PENTHORUM SEDOIDES* И *P. CHINENSE* (*PENTHORACEAE*)

E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO. THE SEED STRUCTURE OF *PENTHORUM SEDOIDES* AND *P. CHINENSE* (*PENTHORACEAE*)

Семенная кожура *Penthorum* состоит только из экзотесты. Вытянутые в виде бугорков наружные периклинальные стенки экзотесты вместе с отложениями зернистой кутикулы создают своеобразный рисунок поверхности семян. Внутренний интегумент сохраняется лишь в микропилярной области в виде крышечкообразной структуры. По этим признакам род *Penthorum* отличается от родов семейств *Saxifragaceae* и *Crassulaceae*, с которыми его часто сближают.

зерен рода *Eriophorum*

Размер латеральных апертур, мкм	Толщина экзины, мкм	Исследованные образцы
12.2—21.8	0.9—1.2	Залив Креста, бухта Эгвекинот, 1951, Березина
16.0—28.2 × 6.5—9.8	0.7—1.1	California, Eldorado County, Ralston Mt., 1945, N 4053, Beetle, Beetle, Hansen
10.3—21.6 × 5.8—10.1	0.7—1.2	China, provincia Yunnan, 1904—1910, Maire
11.3—21.0 × 5.6—9.8	0.8—1.1	N. W. Himalaya, district Jannsar, Deoban, 1897, N 19763, Duthie
10.7—15.5	0.9—1.2	Canada, Labrador, Goose Bay, 1950, N 5467, Gillet, Findlay
15.0—20.1 × 12.0—14.1	1.1	Владимирская губ., г. Меленки, 1910, № 380, Назаров
12.0—15.3		Оз. Сандал, о-в Нигостров, 1907, Комаров, Безайс
19.4—24.6 × (7.1)9.0—11.2	0.9	Псковская губ., оз. Полисто, с. Ратчи, 1910, № 263, Аболин
		Владимирская обл., ст. Золотниковская, р. Колпь, 1971, № 55042, Новиков, Киселева
16.2—25.9 × 7.4—8.7 7.5—13.2	0.9—1.2	Quebec—Labrador Boundary Region, Squaw Lake, 1953, N 145, Grayson
11.1—26.6	0.8—1.1	Псковская губ., оз. Дубец, Опарино, 1915, № 404, Кузнецов
(11.2)13.4—16.0	1.0	Мурманская обл., б. Териберский р-н, бухта Дальнезеленецкая, 1959, № 104, Цвелев
8.3—20.3	0.9—1.1	Коми АССР, пос. Канин, 1946, Миряко
8.8—12.5 × 5.1—7.1	0.9	Московский у., Косино, 1893, Федченко
		Черниговская губ., г. Клинцы, 1922, № 1101, Кречетович
12.4—15.5	0.9—1.1	Тувинская АССР, оз. Кара-Холь, 1971, № 5012, Ханминчун, Дегтярев
11.4—13.6 × 6.9—7.8	0.9—1.2	Sibiria orient. inter fl. Wilui et fl. Olenek, 1854, Maak
8.3—15.0		

Род *Penthorum* в системе покрытосеменных включают то в сем. *Saxifragaceae*, то в сем. *Crassulaceae* либо выделяют в самостоятельное сем. *Penthoraceae* (Тахтаджян, 1966, 1987). Дополнительный материал для систематиков могут дать признаки строения семян, описанные в предлагаемом сообщении; анатомическое строение семян этого рода до сих пор не было изучено.

Материал и методика

Исследовались семена *P. sedoides* L. и *P. chinense* Pursh из коллекции Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, а также семена *P. chinense* из коллекции Royal Botanic Gardens Kew, за присылку которых я очень благодарна английским коллегам.

Для приготовления временных препаратов на замораживающем микротоме семена размягчали (спирт—глицерин—вода в соотношении 1 :1 : 1), срезы толщиной 5—15 мкм окрашивали Суданом-III и JKJ. Постоянные препараты готовили по обычной методике с окраской генциан-виолетом (Прозина, 1960). Поверхность семян изучали на сканирующем электронном микроскопе Jeol-35C. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-6.

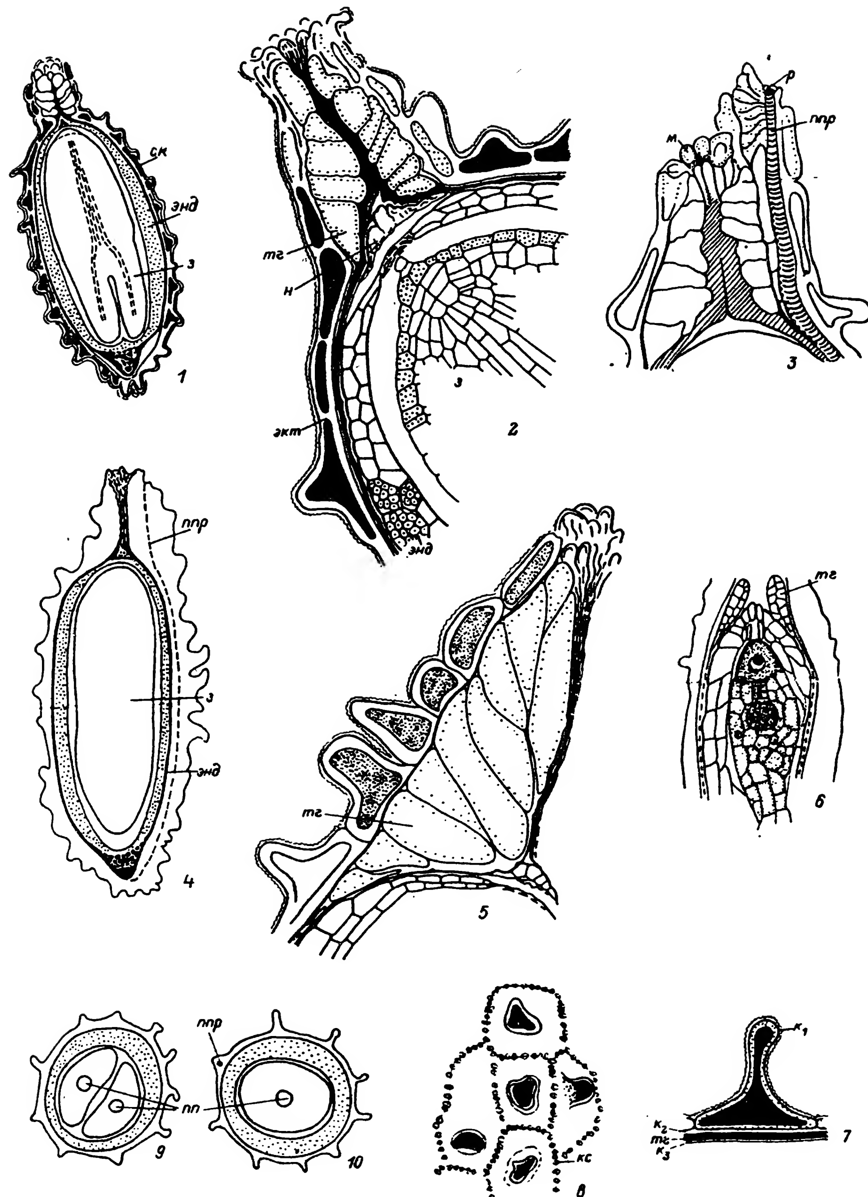
Результаты и их обсуждение

Семена *P. chinense* около 0.5 мм дл., семена *P. sedoides* еще мельче, продолговатые, светло-коричневые, с шероховатой тонкозернистой поверхностью. При большом увеличении видно, что семена покрыты относительно высокими и крупными конусообразными бугорками, уплощенными в середине за счет углубления стенок с одной стороны или с двух сторон конуса, неравносторонними и немного наклонными, часто с усеченной или головкообразно расширенной верхушкой. Сверху на них откладывается сплошной зернистый слой кутикулы, образованный плотно лежащими сосочками каплевидной формы, размер которых увеличивается вдоль длины бугорка сверху вниз; самые крупные сосочки-бусинки располагаются по антиклинальным стенкам и создают четкий контур границ клеток экзотесты (табл. I, II). Для *P. chinense* (табл. I, *1*) характерны значительно вытянутый микропилярный конец семени и слегка конический халазальный, у *P. sedoides* семена более тупые (табл. II, *1*). Различия в характере микропилярных вытягиваний связаны со строением и топографией слагающих их клеток, что видно на продольных срезах семян (см. рисунок, *1, 2, 5*).

Рафе морфологически не выражено, проводящий пучок рафе очень тонкий, он тянется от микропиле до халазы; рубчик заметен слабо (см. рисунок, *1, 3, 4*). Семенная кожура состоит из четко дифференцированной экзотесты и бесструктурной пленки из дериватов внутреннего интегумента (см. рисунок, *2, 5*). Известно, что в семязачатках наружный интегумент сильно развит, его эпидермальный слой образован клетками с утолщенными стенками, внутренний интегумент состоит из более мелких тонкостенных клеток (Rocén, 1928). Стенки экзотесты бесцветные, равномерно утолщены, не лигнифицированы и покрыты неровным зернистым слоем кутикулы. Наружная периклинальная стенка довольно значительно вытянута в виде высокого бугорка; в плане клетки изодиаметрические или слегка вытянутые (см. рисунок, *7, 8*). Клеточные полости за счет флобафенов имеют коричневое содержимое, темное у *P. chinense*, более светлое и рыхлое у *P. sedoides*. Во вздутой части бугорка содержимое более плотное и гомогенное у обоих видов. Тегмен облитерируется до тонкой желтоватой пленки между двумя бесцветными кутикулами (см. рисунок, *7*). Вероятно, более тонкий внутренний слой кутикулы принадлежит клеткам эпидермы нуцеллуса, остатки которого сохраняются в микропилярной части семени (см. рисунок, *2, 5*). Микропилярный канал окружают удлиненные, веерообразно расположенные клетки с тонкими антиклинальными и периклинальными стенками и значительно утолщенной внутренней периклинальной стенкой. Судя по топографии, они являются производными внутреннего интегумента. Подтверждением этого являются данные Th. Rocén (1928 : 166), который отмечал облитерацию тегмена на ранних стадиях развития зародыша и подчеркивал, что тегмен сохраняется в микропилярной области в виде булавовидных утолщений (см. рисунок, *6*). Эти клетки в зрелых семенах оформляют микропилярный канал в виде крышечки, несколько различающейся по строению у изученных видов и обусловливающей форму семени. Халаза в зрелом семени представлена группой темно-коричневых с опробковевшими стенками клеток, среди которых особенно интенсивной окраской выделяется субэпидермальный слой.

Эндосперм состоит из 2—3 слоев тонкостенных клеток с белками и жирами, в центральной части семени число слоев увеличивается до 4—5. Зародыш прямой, крупный, заполняет все семя. Семядоли и гипокотиль-корневая ось с прокамбиальными тяжами, почечка не дифференцирована (см. рисунок, *9, 10*).

Семенная кожура у *Penthorum* в литературе не описана. J. Krach отмечает, что строение семенной кожуры у данного рода полностью соответствует Cras-



Строение семян *Penthorum sedoides* и *P. chinense*.

P. chinense: *1* — продольный срез семени; *2* — деталь строения его микропилярной части; *3* — фрагмент слегка косого среза, на котором видны проводящий пучок рафе и рубчик. *P. sedoides*: *4* — продольный срез семени; *5* — деталь строения его микропилярной части; *6* — деталь строения микропилярной части развивающегося семени (по: Rocén, 1928). *7* — схема строения семенной кожуры; *8* — вид клеток экзотесты *P. chinense* в плане; *9*, *10* — поперечные срезы семени *P. chinense* на уровне семядолей зародыша (*9*) и корешка (*10*). *з* — зародыш, *к*1, *к*2, *к*3 — кутикулы, *кс* — кутикулярные сосочки, *м* — микропиле, *н* — нуцеллус, *пп* — проводящий пучок, *ппр* — проводящий пучок рафе, *р* — рубчик, *ск* — семенная кожура, *тг* — тегмен, *экт* — экзотеста, *энд* — эндосперм.

sula-типу (Krach, 1976), и на основании этого сближает его с сем. *Crassulaceae* (Krach, 1977). У *Crassulaceae* мощные вторичные утолщения в экзотесте откладываются на внутренней стороне наружной периклинальной стенки и на верхних частях ее боковых стенок, остальные клеточные стенки остаются тонкими. Так же утолщается экзотеста у большинства семян представителей сем. *Saxifragaceae* (Kuźniewska, 1974; Krach, 1976; Кульбаева, 1992а, б). По нашим данным, у *Penthorum* экзотеста имеет равномерные утолщения всех клеточных стенок. Следовательно, по этому признаку семена *Penthorum* отличаются от семян *Saxifragaceae* и *Crassulaceae*. Кроме того, у толстянковых и камнеломковых семенная кожура состоит из экзотесты и эндотегмена в виде пигментного слоя; эндотеста и экзотегмен разрушаются до тонкого бесструктурного слоя. У *Penthorum* в зрелой семенной кожуре из 4 слоев двух 2-слойных интегументов сохраняется только экзотеста, остальные слои полностью облитерируются.

Еще одно отличие семян *Penthorum* — развитие крышечкообразной структуры из разрастающихся клеток микропилярной части внутреннего интегумента. Подобная структура не известна у *Saxifragaceae* и *Crassulaceae* (возможно, у *Saxifragales* ?). Имеются свои особенности и в структуре поверхности семян *Penthorum* по сравнению с таковой у представителей *Saxifragaceae*. У последних микро- и ультраструктура поверхности семян достаточно подробно изучена (Kuźniewska, 1974; Kaplan, 1976; Кульбаева, 1992б, в). У семян *Penthorum* первичная структура поверхности (обусловленная конфигурацией клеточных стенок экзотесты) напоминает бугорчатую поверхность семян некоторых видов рода *Saxifraga*. Однако отложения кутикулы (обусловливающие вторичную структуру поверхности) в виде плотного зернистого слоя из сосочковидных образований создают у семян *Penthorum* совершенно необычный рельеф. Вторичная структура с таким рисунком у камнеломковых не обнаружена.

Наконец, последнее отличие: в семенах исследованных видов очень крупный зародыш, окруженный тонким слоем эндосперма, что не характерно для камнеломковых, но он мельче, чем у настоящих толстянковых (Krach, 1976). Заслуживает внимания и еще один факт: проростки *Penthorum* отличаются от таковых у камнеломковых и толстянковых специфической формой семядолей и первых настоящих листьев (Гуркина, 1992).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гуркина Л. А. Основные модели побегообразования травянистых видов сем. *Crassulaceae* DC. и сем. *Saxifragaceae* Juss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1992.

Кульбаева Б. Ж. Анатомия семян представителей семейства *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 3. С. 98—105.

Кульбаева Б. Ж. Поверхностная структура семян представителей семейства *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 4. С. 61—68.

Кульбаева Б. Ж. Поверхность семян представителей семейства *Saxifragaceae*: типология и ее значение для систематики и филогении // Бот. журн. 1992в. Т. 77. № 8. С. 98—105.

Прозина М. П. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966. 608 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Kaplan K. Zur Embryologie und Systematik der Gattung *Saxifraga* // Bot. Jahrb. Syst. 1976. Bd 97. H. 1. S. 61—71.

Krach J. E. Samenanatomie der Rosifloren I. Die Samen der *Saxifragaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1976. Bd 97. H. 1. S. 1—60.

Krach J. E. Seed characters in and affinities among the *Saxifragineae* // Plant Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 141—153.

Kuźniewska E. Studia systematyczne nad nasionami środkowo- i północnoeuropejskich gatunków rodzaju *Saxifraga* L. Warszawa—Wrocław, 1974. 141 с.
Rocén Th. Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen // Svensk Bot. Tidskr. 1928. Bd 22. H. 1-2. S. 368—376.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 XII 1993

SUMMARY

The seed coat of *Penthorum* consists of only exotesta. Exotestal cells are papilliform and are covered with warts of various size. Tegmen persists only in the micropilar region of the seed and forms operculum-like structure.

УДК 581.14 : 582.572.2

Л. М. Поздова, М. В. Разумова

ПОКОЙ И ПРОРАСТАНИЕ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE*

L. M. POZDOVA, M. V. RAZUMOVA. DORMANCY AND GERMINATION IN SOME RARE PLANTS OF THE FAMILY *LILIACEAE*

Приведены данные о биологии прорастания некоторых редких видов сем. *Liliaceae*. Установлено, что исследованные виды (*Ornithogalum arcuatum, Fritillaria eduardii, F. raddeana*) характеризуются морфо-физиологическим покоем, который нарушается при оптимальной температуре 0—3 °C. Семена *Tulipa greigii* в условиях культуры имеют морфологический покой и прорастают при 18—20 °C. Гибберелловая кислота не стимулирует прорастание изученных видов.

В настоящее время интродукция растений рассматривается как один из возможных перспективных методов сохранения биологического разнообразия растений, и в первую очередь редких и исчезающих видов. Однако научно обоснованное введение в культуру дикорастущих растений возможно только при детальном изучении их биологии, и в частности особенностей их размножения. Известно, что семена большинства видов растений характеризуются состоянием покоя и для прорастания таких семян требуется длительная и часто сложная предпосевная подготовка.

В представленной работе приводятся сведения о биологии прорастания некоторых редких видов сем. *Liliaceae*, культивируемых в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН), Санкт-Петербург.

Представители этого семейства характеризуются морфологическим и морфо-физиологическим покоем, для нарушения которого необходима двухэтапная стратификация: сначала теплая, когда семена выдерживают в набухшем состоянии при 18—20 °C, в процессе которой заканчивается доразвитие зародыша в семени, а затем холодная (0—3 °C), в течение которой происходит снятие физиологического механизма торможения прорастания. Имеются также данные о том, что у ряда видов *Tulipa, Heracleum, Aralia, Aconitum* оба процесса могут протекать только при низких положительных температурах (Иванова, 1968; Богданова, 1971; Разумова, Николаева, 1981).

Мы изучали условия, необходимые для доразвития зародыша и прорастания семян 2 видов рода *Fritillaria* — *F. eduardii* Regel и *F. raddeana* Regel, а также *Ornithogalum arcuatum* Stev. и *Tulipa greigii* Regel.

Материал и методика

Для опытов были использованы семена, собранные с растений, интродуцированных в парке БИН РАН. Проращивание семян проводили в чашках Петри в 3 повторностях при температурах 18—20 и 0—3 °С. Наблюдение за ростом зародыша и ходом прорастания проводили 1 раз в 10 дней. В опытах с использованием гормональных обработок семена перед проращиванием замачивали в растворе гибберелловой кислоты ($ГК_3$) в концентрации 500 мг/л в течение 24 ч.

Результаты и их обсуждение

Fritillaria eduardii и *F. raddeana* как сокращающиеся в численности виды занесены в «Красную книгу СССР» (1984). *F. eduardii* — один из важнейших ранневесенних декоративных видов. Впервые был введен в культуру в Петербурге, а затем в ботанических садах Европы более 100 лет тому назад. Размножается только семенами. Зацветает на 7—9-й год. *F. raddeana* — копетдаго-хорасанский эндемик, высоко декоративный вид. Введен в культуру с начала XX в. в Петербурге, в садах Германии и Голландии. В культуре размножается луковицами и семенами. Данные о биологии прорастания семян рода *Fritillaria* довольно противоречивы. Наиболее полное исследование прорастания семян этого рода (особенно семян *F. ruthenica* Wikstr.) проведено в ряде работ В. М. Двораковской (1971).

Семена обоих изученных нами видов имеют зародыш небольшого размера, который занимает не более 1/4—1/5 длины семени. При проращивании семян при 18—20 °С зародыш трогается в рост, который у обоих видов прекращается на 40-й день опыта. Длина зародыша за это время изменяется очень мало, он не достигает даже 1/2 длины семени, и семена при таком температурном режиме не прорастают (рис. 1). При 0—3 °С рост зародыша у обоих видов идет достаточно интенсивно. У *F. eduardii* зародыш заполняет всю полость

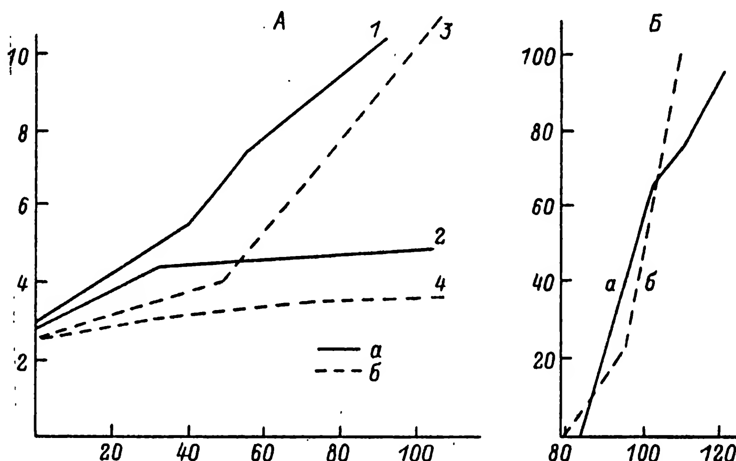
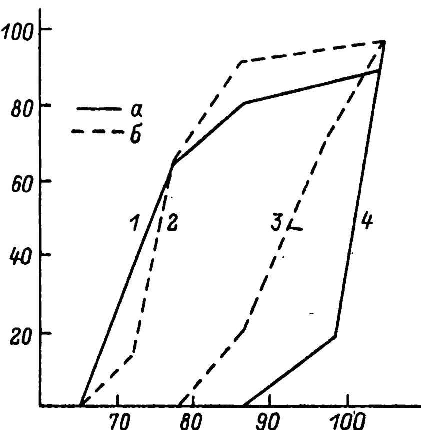


Рис. 1. Рост зародыша и прорастание семян *Fritillaria eduardii* (*а*) и *F. raddeana* (*б*).

А — рост зародыша при *t*, °С: *1*, *3* — 0, *2*, *4* — 18—20. *Б* — прорастание семян при 0—3 °С. При 18—20 °С прорастания семян не наблюдалось. По осям абсцисс — дни; по осям ординат: *А* — длина зародыша, мм; *Б* — % проросших семян.

Рис. 2. Прорастание семян *Fritillaria eduardii* (*1*, *2*) и *F. raddeana* (*3*, *4*) при 0—3 °С в воде (*а*) и под влиянием обработки ГК3 (*б*).

По оси абсцисс — дни; по оси ординат — % проросших семян.



семени на 70-й день опыта, у *F. raddeana* — на 100-й день. Прорастание семян происходит гораздо быстрее, чем доразвитие зародыша: семена *F. eduardii* прорастают на 100 % за 35 дней, а семенам *F. raddeana* для полного прорастания достаточно 25 дней.

Таким образом, у семян исследованных видов основным задерживающим прорастание фактором является довольно медленное доразвитие зародыша, которое происходит при 0—3 °С. Мы попытались ускорить процесс постэмбрионального развития зародыша обработкой семян ГК$_3$, при которой, как известно, ускоряется этот процесс в тепле или полностью исключается необходимость теплой стратификации (Николаева, 1962), а у некоторых видов, по данным ряда авторов, этот процесс может ускоряться и при низких положительных температурах (Былов, Иванова, 1978; Кудрявцева, 1980).

Из результатов опыта (рис. 2) видно, что обработка семян ГК$_3$ практически не влияла на прорастание семян обоих видов. При обработке семян *F. raddeana* несколько ускорилось начало прорастания, но в итоге и контрольные, и обработанные семена проросли за одинаковый срок.

Ornithogalum arcuatum — эндемик Предкавказья, внесен в «Красную книгу СССР» (1984) и в «Красную книгу РСФСР» (1988) как редкий вид. Т. В. Далецкая (1983) показала, что для прорастания семян этого вида необходима 3—4-месячная холодная стратификация. Предпринятая нами попытка сократить длительность холодной стратификации с помощью обработки семян ГК$_3$ не дала результатов. Прорастание семян 1989 г. сбора, как контрольных, так и обработанных, проходило практически одинаково (семена проросли через 2.5—3 мес). При обработке семян 1990 г. сбора начало прорастания ускорилось на 20 дней. Однако сроки окончания и процент проросших семян оказались одинаковыми в обоих вариантах (рис. 3).

Tulipa greigii — эндемик Средней Азии, вид с сокращающейся численностью. Внесен в «Красную книгу СССР» (1984). Высокодекоративный вид, который широко используется для селекции в нашей стране и за рубежом. Преобладает семенное размножение (вегетативное не превышает 0.1—0.2 %). Семена тюльпана проращивали при 18—20 и 0—3 °С. Рост зародыша и прорастание семян наблюдали при обеих температурах опыта. При 18—20 °С прорастание было замедленным: семена начинали прорастать через 3—5 мес и за 5 мес опыта проросли на 60 % (при проращивании при этой температуре наблюдалось сильное гниение семян: к концу опыта сгнило 36 %).

Прорастание семян при 0—3 °С начиналось гораздо раньше и закончилось за значительно более короткий срок: за 70 дней опыта проросло 86 % семян (рис. 4).

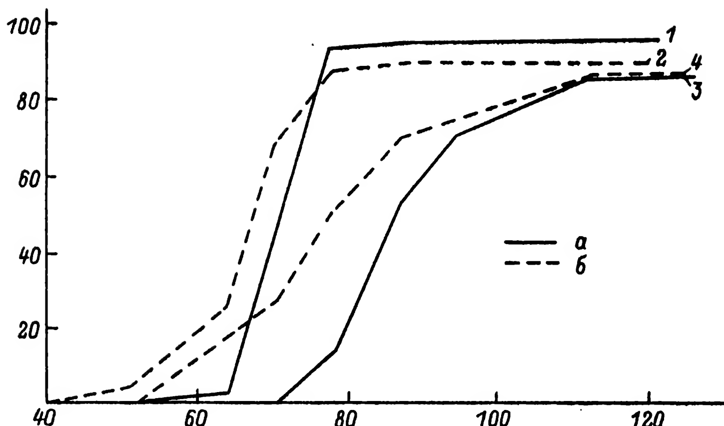


Рис. 3. Прорастание семян *Ornithogalum arcuatum* при 0—3 °С в воде (*а*) и под влиянием обработки ГКз (*б*).

1, 2 — 1989 г.; *3, 4* — 1990 г. При 18—20 °С прорастания семян не наблюдалось. По оси абсцисс — дни; по оси ординат — % проросших семян.

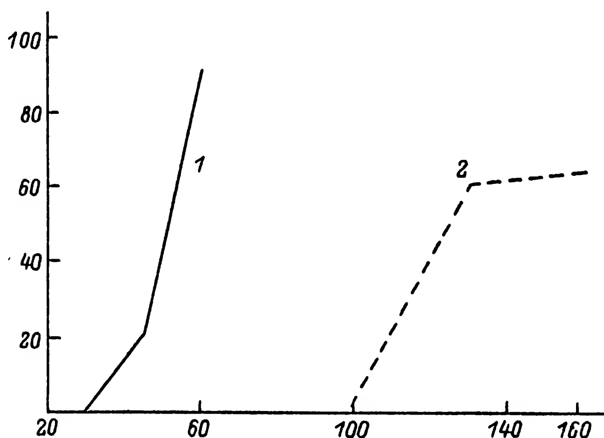


Рис. 4. Прорастание семян *Tulipa greigii* при 0—3 (*1*) и 18—20 °С (*2*).

По оси абсцисс — дни; по оси ординат — % проросших семян.

Таким образом, семенам изученных нами видов для прорастания необходима холодная стратификация (при 0—3 °С) различной продолжительности. Доразвитие зародыша у исследованных видов проходит, как и прорастание, при пониженной температуре — 0—3 °С. Исключение составляют семена *Tulipa greigii*, у которых и доразвитие, и прорастание имели место и при 18—20 °С. Собранные в природе семена этого вида, по данным З. П. Бочанцевой (1962), не прорастали при указанной температуре. Возможную причину такого несоответствия объясняет автор, отмечая, что культурные тюльпаны в отличие от дикорастущих могут прорастать и при более высоких температурах.

Следует отметить, что исследованным семенам для снятия покоя необходимо довольно непродолжительное воздействие низких температур. Прорастание семян видов рода *Fritillaria* (особенно *F. raddeana*) происходит почти сразу же после завершения доразвития зародыша, у семян тюльпана этот период несколько длиннее, что свидетельствует о том, что исследованные семена

находятся в неглубоком физиологическом покое, осложненном недоразвитием зародыша. Семена обоих видов *Fritillaria* и *Ornithogalum arcuatum* не реагировали на обработку гиббереллловой кислотой. Как указывалось выше, когда для доразвития зародыша в семени необходимы низкие температуры, с помощью обработки $ГК_3$ не всегда удается ускорить этот процесс. Согласно предположению, выдвинутому ранее М. Г. Николаевой (Николаева, Разумова, 1973), у таких семян доразвитие зародыша, как и прорастание, находится под контролем сильного физиологического механизма торможения, характерного для глубокого физиологического покоя, который не удается преодолеть действием гиббереллловой кислоты. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что обработка этим гормоном не эффективна и в случае сочетания наличия недоразвитого зародыша с неглубоким физиологическим покоем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богданова В. М. Условия прорастания семян аралиевых Дальнего Востока и пути его ускорения: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 123 с.

Бочанцева З. П. Тюльпаны. Ташкент, 1962. 407 с.

Былов В. Н., Иванова И. А. Морфология и прорастание семян тюльпанов // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М., 1978. С. 113—130.

Далецкая Т. В. Условия прорастания семян некоторых видов *Ornithogalum* // Тез. докл. VII Делегатск. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л., 1983. С. 17.

Двораковская В. М. Развитие зародыша и прорастание семян *Fritillaria ruthenica* Wikstr. // Морфология цветковых растений. М., 1971. С. 170—180.

Иванова И. А. Биология прорастания семян с недоразвитым зародышем // Уч. зап. Ульяновского пед. ин-та. 1968. Т. 23. Вып. 3. С. 182—187.

Красная книга СССР. Т. 2. М., 1984. 478 с.

Красная книга РСФСР. М., 1988. 590 с.

Кудрявцева В. М. Прорастание семян тюльпана при различных способах предпосевной обработки // Бюл. Гл. бот. сада. 1980. Вып. 117. С. 90—93.

Николаева М. Г. Роль гиббереллина в нарушении покоя семян // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 12. С. 1823—1825.

Николаева М. Г., Разумова М. В. О влиянии температуры и ростовых веществ на прорастание семян тюльпана //Бюл. Гл. бот. сада. 1973. Вып. 89. С. 73—75.

Разумова М. В., Николаева М. Г. Действие гиббереллинов и цитокининов на прорастание семян с разным типом покоя // Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л., 1981. С. 56—68.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 I 1994

SUMMARY

The results of the studies in biology of seed germination of 4 species included into Red Data Book of the USSR (1984) are presented. The seeds of the species of *Fritillaria, Ornithogalum* and *Tulipa* are characterized by morpho-physiological dormancy. Optimal temperature for postdevelopment of embryos and for germination of seeds is 0—3 °C. Gibberellic acid does not stimulate the seed germination of the species studied.

УДК 581.15 : 582.736 (571. 1/5) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 6

Н. А. Бондарева

ПОПУЛЯЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА *CARAGANA PYGMAEA* (*FABACEAE*) В СИБИРИ

N. A. BONDAREVA. POPULATION-MORPHOLOGICAL VARIATION AND INTRASPECIFIC STRUCTURE OF *CARAGANA PYGMAEA* (*FABACEAE*) IN SIBERIA

Изучена изменчивость морфологических признаков в природных популяциях *Caragana pygmaea* на территории Сибири. Выявлен ряд закономерностей и особенностей внутри- и межпопуляционной изменчивости. Рассмотрена внутривидовая дифференциация и построена система вида для сибирских популяций.

Вид *Caragana pygmaea* (L.) DC. принадлежит к сложному в систематическом отношении ряду *Pygmaea* Kom., представители которого широко распространены в Центральной и Средней Азии, Казахстане, южных районах Сибири. Большинство из них являются эдификаторами и субэдификаторами каменистых и песчаных степей, опустыненных степей, кустарниковых пустынных группировок. В Сибири произрастают 2 вида этого ряда — *C. pygmaea* и *C. stenophylla* Pojark. Из родства *C. pygmaea* выделены *C. altaica* (Kom.) Pojark. (Пояркова, 1945) и *C. splendens* Schischk. ex Sobol. (Шишкин, 1931; Соболевская, 1953), которые в ряде «определителей» и «флор» приводятся в качестве самостоятельных видов. Однако первый из них рассматривают также в ранге разновидности (Половинко и др., 1987), а второй часто сводят в синонимы *C. pygmaea* (Пояркова, 1945; Пешкова, 1979; Положий, 1984). В настоящей статье изложены результаты изучения изменчивости морфологических признаков в природных популяциях видов ser. *Pygmaea* на территории Сибири. Цель данного исследования — уточнение объема и границ видов, выявление их внутривидовой дифференциации и построение системы вида.

Материал и методика

Материал для исследования собирали в 29 пунктах. Места сбора материала (популяции) пронумерованы и указаны на рис. 1, та же нумерация сохраняется в тексте и в табл. 1—3. Охвачены практически все возможные типы местообитаний *Caragana pygmaea* в Сибири. В каждой популяции с 30—40 особей, находящихся в генеративном возрастном периоде, отбирали по 1 ветке из верхней части южного сектора куста. С каждой такой ветки для биометрического анализа брали по 5 листочков и по 3 цветка. Исследования проводили в группе количественной морфологии растений Ботанического сада АН Латвии с использованием комплекса аппаратурных средств — телевизионного анализатора структуры изображений (ТАСИ) и ЭВМ. Список параметров, регистрируемых электронно-измерительным комплексом, приведен в работе В. Н. Исакова с соавт. (1984) с соответствующей расшифровкой каждого значения. Нами использованы 11 параметров, необходимых для морфологического описания листочка караганы, и 12 параметров для описания чашечки (Бондарева, 1987а, б). В настоящей работе приведены некоторые из них (табл. 1, 2). Благодаря растянутости фенофазы цветения в любой популяции можно было собрать цветущие экземпляры и получить общие представления о признаках крыла венчика всех 29 популяций. Параметры крыла венчика определяли вручную микрометрической линейкой. Результаты данного исследования отражены в табл. 3.

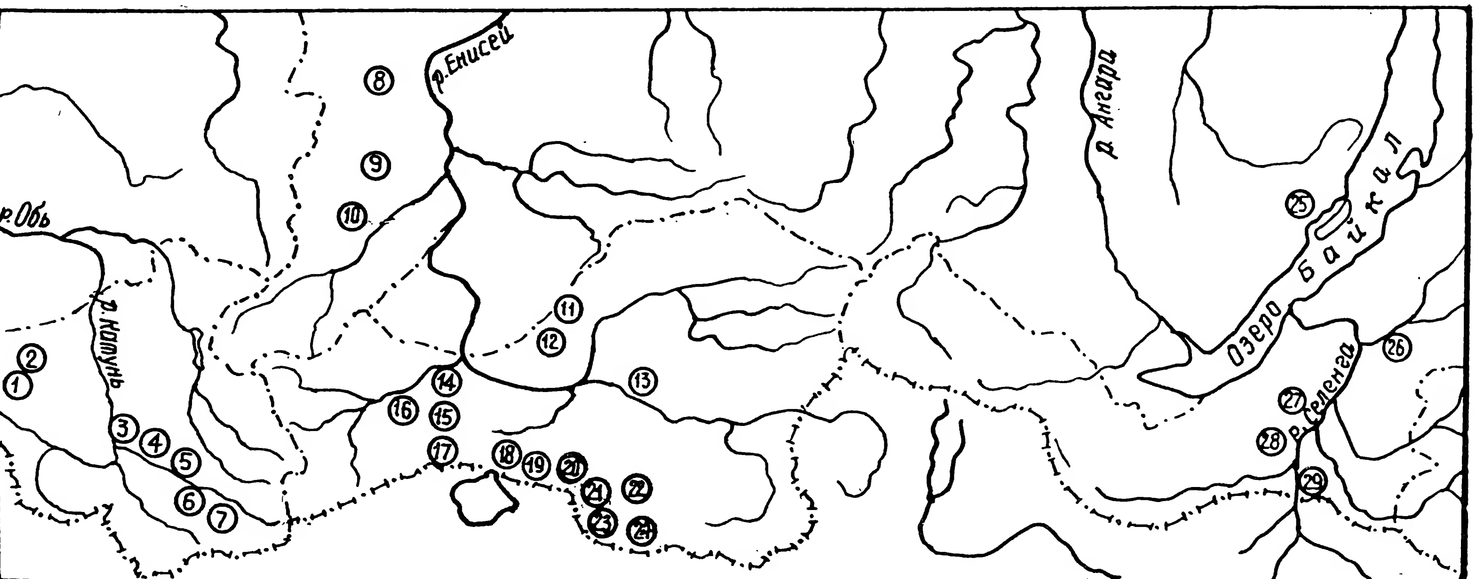


Рис. 1. Местонахождения исследованных популяций Caragana pygmea.

ТАБЛИЦА 1

Индивидуальная изменчивость признаков листочка в популяциях *Caragana pygmaea*

№ популяции	Признаки листочка											
	площадь (S')		ширина (X')		длина (Y')		удлиненность (P'_6)		относительное расположение самой широкой части (P'_7)		обобщенный угол верхушки (P'_{11})	
	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V
1	9.25	22.4	1.92	11.8	9.34	12.2	4.87	12.7	0.301	10.5	0.375	18.3
2	9.42	28.8	2.0	14.6	9.37	15.1	4.72	13.4	0.309	10.1	0.383	17.8
3	8.78	26.1	1.85	11.5	9.39	15.9	5.09	14.8	0.303	12.9	0.360	20.7
4	10.01	25.6	1.92	11.8	9.74	15.2	5.08	12.8	0.295	10.8	0.371	19.5
5	10.94	27.7	2.24	14.7	9.22	13.0	4.12	9.7	0.272	13.5	0.483	16.2
6	9.59	25.1	1.92	13.5	9.61	13.4	5.01	9.2	0.289	12.7	0.387	17.3
7	7.62	27.1	1.77	11.4	8.39	16.3	4.75	12.5	0.279	14.3	0.419	19.0
8	7.53	26.6	1.69	11.7	9.44	17.9	5.66	16.9	0.280	11.4	0.363	21.4
9	7.71	45.9	1.55	17.8	9.49	21.6	6.16	14.2	0.337	11.8	0.265	20.0
10	8.17	32.6	1.69	15.7	9.56	15.7	5.75	13.8	0.293	13.6	0.343	22.8
11	8.61	39.1	1.75	16.4	8.94	19.5	5.08	11.5	0.322	10.6	0.337	17.1
12	10.61	20.7	1.93	10.7	9.31	12.9	4.84	12.2	0.318	10.5	0.362	18.3
13	7.30	25.1	1.72	10.2	8.02	11.8	4.70	9.6	0.285	11.4	0.444	21.2
14	7.73	21.2	1.68	8.8	8.74	12.8	5.22	12.8	0.297	14.0	0.376	21.9
15	7.32	30.4	1.79	12.9	7.50	14.8	4.23	11.5	0.301	15.3	0.449	15.8
16	11.15	26.7	2.03	10.3	10.08	15.4	4.92	9.3	0.295	10.0	0.393	12.7
17	9.06	29.6	1.92	12.3	9.14	16.0	4.78	11.5	0.305	12.4	0.395	18.6
18	10.99	37.9	2.23	16.8	9.46	23.6	4.24	16.9	0.286	16.2	0.471	15.8
19	9.79	30.0	2.08	13.1	8.81	17.7	4.29	17.5	0.288	10.8	0.457	19.9
20	9.54	25.3	2.0	15.2	8.89	17.2	4.47	20.4	0.300	12.3	0.447	21.2
21	7.85	21.2	1.78	12.6	8.30	12.8	4.67	12.1	0.303	11.2	0.414	14.0
22	8.30	29.9	1.86	12.9	8.47	15.3	4.59	12.2	0.293	10.4	0.431	18.1
23	8.48	21.2	1.93	9.5	8.25	12.9	4.29	11.8	0.311	10.6	0.425	15.6
24	6.88	35.1	1.64	15.1	7.94	16.2	4.90	11.7	0.299	12.2	0.406	19.0
25	7.22	28.5	1.58	13.1	9.69	13.3	6.14	10.2	0.294	11.1	0.316	16.2
26	6.78	27.8	1.44	14.9	9.41	12.1	6.61	12.6	0.280	13.0	0.309	22.6
27	6.02	28.1	1.47	11.4	8.37	14.5	5.71	11.0	0.255	11.1	0.388	19.6
28	5.33	28.4	1.35	12.9	8.05	14.7	5.96	11.1	0.276	14.5	0.371	20.9
29	5.37	32.4	1.38	14.0	7.71	13.6	5.64	11.1	0.260	11.4	0.388	18.1
$V_{эк.-геогр.}/V_{инд.}$	18.4/28.5		12.3/13.0		7.5/15.3		12.7/12.6		5.8/12.1		12.3/18.5	

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: $\bar{X}$ — среднее арифметическое; V — коэффициент вариации; $V_{эк.-геогр.}$ — эколого-географическая изменчивость; $V_{инд}$ — индивидуальная средняя изменчивость.

Кроме метрических, изучали и качественные признаки растения: опушенность завязи, чашечки, верхней и нижней сторон листочка, цвет коры, форму куста и его «колючесть».

Изучали три формы изменчивости растений — эндогенную (Бондарева, 1987б; Бондарева, Исакова, 1989), индивидуальную и эколого-географическую — по методике, предложенной С. А. Мамаевым (1975). Анализ индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости дает возможность оценить уровень полиморфности популяции по каждому признаку. Эколого-географическая (межпопуляционная) изменчивость отражает дифференциацию популяций в пределах ареала вида.

Математическую обработку проводили с помощью общепринятых методов биологической статистики (Шмидт, 1984). Определяли среднее арифметическое значение ($\bar{X}$), коэффициент вариации ($V\%$) и другие среднестатистические показатели (Бондарева, 1987а).

ТАБЛИЦА 2

Индивидуальная изменчивость признаков цветков в популяциях *Caragana pygmaea*

№ популяции	Параметры чашечки														Длина цветка (*D*)	
	ширина чашечки (*X*)		длина чашечки (*Y*)		удлиненность чашечки (P_6)		относительная длина зубцов (P_7)		характеристика основания (P_8)		характеристика формы зубца (P_{10})		обобщенный угол зубца (P_{11})			
	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V
1	4.83	9.7	7.55	12.2	1.57	10.4	0.707	3.5	0.862	5.5	0.456	11.6	0.416	15.1	—	—
2	4.56	7.0	6.87	8.3	1.50	6.5	0.729	5.0	0.836	5.4	0.441	12.4	0.479	18.5	—	—
3	4.27	11.6	7.13	9.7	1.68	9.9	0.688	5.1	0.836	8.3	0.444	12.3	0.358	19.8	16.3	9.4
4	4.34	10.8	7.29	9.8	1.68	7.6	0.724	4.3	0.810	5.8	0.494	12.2	0.412	17.2	16.7	13.6
5	4.67	10.7	7.65	10.5	1.65	10.2	0.723	5.6	0.872	6.7	0.496	9.8	0.433	17.6	17.5	12.8
6	4.34	6.6	8.36	9.3	1.92	9.2	0.729	4.4	0.892	5.9	0.538	9.9	0.401	19.2	17.9	6.9
7	4.15	9.8	8.13	11.3	1.96	8.3	0.723	5.5	0.861	6.4	0.515	11.7	0.391	20.9	17.8	8.5
8	3.92	6.8	7.43	6.3	1.89	5.9	0.694	3.2	0.927	5.4	0.454	9.9	0.316	11.1	16.5	6.8
9	4.22	6.5	7.45	7.2	1.77	8.6	0.674	4.7	0.881	5.2	0.449	8.3	0.321	14.3	16.6	6.5
10	4.16	9.4	7.08	9.2	1.71	8.1	0.698	4.6	0.838	6.9	0.405	14.1	0.371	19.6	16.3	9.6
11	4.37	9.5	7.04	8.3	1.62	9.7	0.721	5.4	0.832	6.3	0.483	10.5	0.429	16.4	17.7	6.8
12	4.55	5.5	6.61	6.9	1.46	6.3	0.693	4.6	0.817	6.4	0.480	12.4	0.437	16.5	15.7	8.6
13	3.86	11.0	7.03	11.8	1.83	10.2	0.747	4.8	0.890	7.2	0.551	9.2	0.432	19.8	16.8	10.8
14	4.10	9.6	7.32	12.0	1.78	9.9	0.730	4.5	0.868	6.4	0.538	8.8	0.385	18.2	16.2	11.4
15	3.89	11.8	6.97	12.7	1.79	7.2	0.741	4.6	0.847	5.8	0.551	7.5	0.413	20.5	16.4	13.7
16	4.30	11.0	8.21	9.4	1.93	8.5	0.730	4.7	0.876	4.6	0.550	11.6	0.361	19.6	18.9	8.4
17	4.29	11.1	7.99	9.9	1.87	8.4	0.734	6.0	0.890	6.8	0.550	9.8	0.398	22.8	17.2	9.0
18	4.40	11.6	7.37	11.0	1.68	7.3	0.716	5.8	0.867	5.7	0.585	7.9	0.381	22.8	16.9	9.4
19	4.32	8.3	7.09	8.7	1.64	7.7	0.694	3.9	0.874	4.5	0.582	8.0	0.366	21.2	16.6	6.8
20	4.36	8.3	7.14	10.9	1.64	7.5	0.722	5.4	0.875	8.0	0.599	11.4	0.388	27.8	17.0	8.5
21	4.55	7.8	7.59	5.9	1.67	7.4	0.732	2.5	0.896	5.3	0.497	8.4	0.455	10.1	18.4	7.5
22	4.23	10.9	7.86	16.3	1.85	10.0	0.740	4.6	0.899	5.0	0.627	7.6	0.356	26.5	17.6	9.0
23	4.58	10.2	7.64	12.6	1.67	9.7	0.733	6.0	0.870	7.9	0.603	6.1	0.378	22.4	17.4	6.7
24	3.71	8.8	7.65	9.7	2.06	8.8	0.756	3.9	0.955	4.3	0.638	7.7	0.337	18.3	17.1	9.2
25	4.18	8.4	8.32	8.5	1.99	6.4	0.727	3.7	0.850	4.7	0.490	8.3	0.373	14.0	17.9	8.2
26	3.98	7.7	7.08	10.5	1.78	8.4	0.742	3.6	0.875	5.4	0.513	8.7	0.416	15.9	16.5	9.8
27	4.06	7.2	7.89	8.4	1.94	7.5	0.752	3.1	0.862	4.4	0.524	9.0	0.404	16.6	17.8	6.6
28	4.03	7.9	7.32	8.9	1.82	6.4	0.754	3.8	0.891	4.6	0.521	10.1	0.448	15.7	18.1	8.8
29	4.06	9.3	7.73	13.4	1.92	7.5	0.754	4.4	0.869	4.8	0.511	7.8	0.429	19.7	18.7	5.8
$V_{эк.-геогр.}/V_{инд.}$	5.9/9.1		6.0/10.0		8.5/8.2		2.9/4.5		3.4/5.9		11.0/9.8		10.0/18.6		4.6/8.9	

ТАБЛИЦА 3

Индивидуальная изменчивость признаков крыльев венчика в популяциях *Caragana pygmaea*

№ популяции	Длина крыла (H_1)		Длина ноготка (H_2)		Длина ушка (H_3)		Ширина крыла (A)		«Изогнутость» ноготка (Z)		Отношение длины крыла к его ширине (W_1)		Отношение длины крыла к длине ноготка (W_2)	
	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V
6	17.45	6.6	6.55	10.5	0.697	53.6	4.25	8.4	2.95	15.0	4.08	10.8	2.67	7.1
7	16.49	7.5	6.32	13.2	0.618	41.4	4.35	10.8	2.12	26.1	3.81	10.6	2.62	7.8
8	15.83	9.5	6.16	12.4	0.851	26.3	4.65	14.0	2.75	18.2	3.44	13.3	2.58	7.8
9	16.09	8.8	6.18	11.7	0.881	24.6	4.70	14.3	2.62	16.5	3.45	15.2	2.61	6.4
11	17.21	6.7	5.97	8.3	0.698	37.4	4.71	8.5	3.35	11.1	3.66	8.9	2.89	6.5
12	15.17	10.4	5.19	14.4	0.747	36.1	4.45	14.3	2.77	18.1	3.44	11.1	2.94	10.5
16	17.43	8.3	6.27	13.4	0.709	46.1	4.99	14.2	2.86	28.6	3.54	17.6	2.79	8.9
17	16.98	7.5	6.16	9.0	0.882	38.4	5.35	11.2	2.75	16.7	3.20	10.5	2.76	7.1
18	15.66	12.2	5.15	11.3	0.967	34.7	4.88	15.1	3.03	17.7	3.24	12.9	3.04	7.2
20	16.03	9.2	5.52	11.2	0.924	34.0	4.94	15.6	3.06	19.6	3.31	12.9	2.92	8.2
21	17.74	7.0	6.42	10.4	0.951	30.4	5.30	13.2	3.28	13.9	3.39	13.2	2.77	5.7
22	16.72	9.5	6.13	11.5	0.788	30.8	5.06	10.3	2.90	28.3	3.33	8.7	2.73	6.6
23	16.13	6.5	5.64	11.0	0.809	37.1	4.86	10.0	3.08	17.7	3.33	9.0	2.87	8.0
25	16.38	9.9	6.70	13.7	0.633	50.6	4.45	10.8	2.60	23.6	3.70	12.3	2.46	10.5
26	15.32	8.4	5.94	9.6	0.801	23.5	4.21	12.5	2.46	18.4	3.66	8.8	2.58	5.0
27	17.03	7.2	6.67	12.4	0.719	49.2	4.52	11.1	2.25	19.2	3.79	12.2	2.57	7.7
28	16.64	7.7	6.43	10.0	0.798	38.1	4.62	11.4	2.17	14.9	3.67	11.7	2.59	6.3
29	17.28	7.1	6.83	9.5	0.833	33.9	4.47	11.8	2.11	20.9	3.82	12.4	2.54	6.7
$V_{эк.-геогр.}/V_{инд.}$	5.2/8.4		9.7/11.3		14.8/37.1		8.3/12.1		15.8/19.2		7.7/11.8		7.2/7.5	

Результаты и их обсуждение

Опушение органов караганы карликовой — один из важнейших диагностических признаков. Основой для выделения вида *C. altaica* А. И. Поярковой (1945) послужило отсутствие опушения у особей, собранных в разных районах Алтая. Индивидуальная изменчивость опушения органов в исследованных нами популяциях довольно высокая (рис. 2). Лишь в единичных популяциях встречается более или менее однородное опушение чашечки (популяции *7*, *24*), верхней (*7*, *24*) и нижней (*25*, *29*) сторон листочка. В несколько большем количестве популяций наблюдается одинаковое, обычно очень густое опушение завязи (популяции *6, 7, 13, 24, 26—29*). Все остальные популяции обладают бо́льшим или меньшим разнообразием опушения органов. Во многих популяциях с разной частотой встречаются особи, как абсолютно голые, так и сильно опушенные (популяции *13—17*, *21, 22*). Хорошо заметно ослабление степени опушения органов в ряду завязь—чашечка и верхняя сторона листочка—нижняя сторона листочка. Во всех популяциях опушение завязи сильнее, чем опушение других органов. Сопоставление степени опушенности разных органов (рис. 2) с географическим расположением популяций позволило разбить исследуемую совокупность популяций на несколько групп (табл. 4). Интересным является тот факт, что слабое опушение органов характерно для мезофильных групп популяций (алтайской и западносаянской) и наиболее ксерофильной (южнотувинской).

При анализе метрических признаков в популяциях (табл. 1—3) каких-либо четких градиентов индивидуальной изменчивости выявить не удалось. Следует отметить, однако, что наименее изменчивые популяции занимают песчаные равнинные степи в окрестностях озер Тере-Холь и Шара-Нур в пограничном с Монголией районе юго-восточной Тувы. Это наиболее южные из всех исследованных популяций, и они ближе всего расположены к центру ареала вида *C. pygmaea.* Популяции южнотувинской группы занимают опустыненные степи Убсунурской котловины на юге Тувы и обладают наибольшей изменчивостью признаков листочков и достаточно высокой изменчивостью чашечек. Из полученных данных следует, что группы наиболее (*18—20*) и наименее (*21—24*) изменчивых популяций расположены в южной части Тувы и находятся в непосредственном контакте друг с другом; они существенно различаются по комплексу морфологических характеристик. Как известно, уровень индивидуальной изменчивости, с одной стороны, определяется генотипическими особенностями индивидуумов (генофондом популяции), с другой — экологическими факторами (разнообразием экологических условий на занятой популяцией территории). В какой мере в данном случае каждый из этих факторов определяет уровень изменчивости, нам не ясно. Но следует отметить, что каждая из групп (наиболее и наименее изменчивых популяций) занимает территорию с достаточно выровненными экологическими условиями. Поскольку популяции *18—20* занимают опустыненные степи, можно предположить, что усиление ксерофильности сопровождается увеличением амплитуды изменчивости морфометрических признаков в популяции, что наиболее четко прослеживается на листьях. Принято считать, что изменчивость растений выше в популяциях, занимающих местообитания с оптимальными для вида условиями, тогда как при жестких условиях изменчивость снижается, так как в процессе отбора обеспечивается сохранение наиболее приспособленных к данным условиям особей. *C. pygmaea* — центральноазиатский вид, мигрировавший в Сибирь из Монголии. Предки современных сибирских рас вида, несомненно, имели более ксерофильную организацию. Вероятно, опустыненные степи Центральной Азии представляют собой одно из оптимальных местообитаний вида.

Популяции, расположенные на периферии ареала вида *C. pygmaea,* на его северной окраине — в Хакасии (*8—10*), характеризуются повышенным уровнем

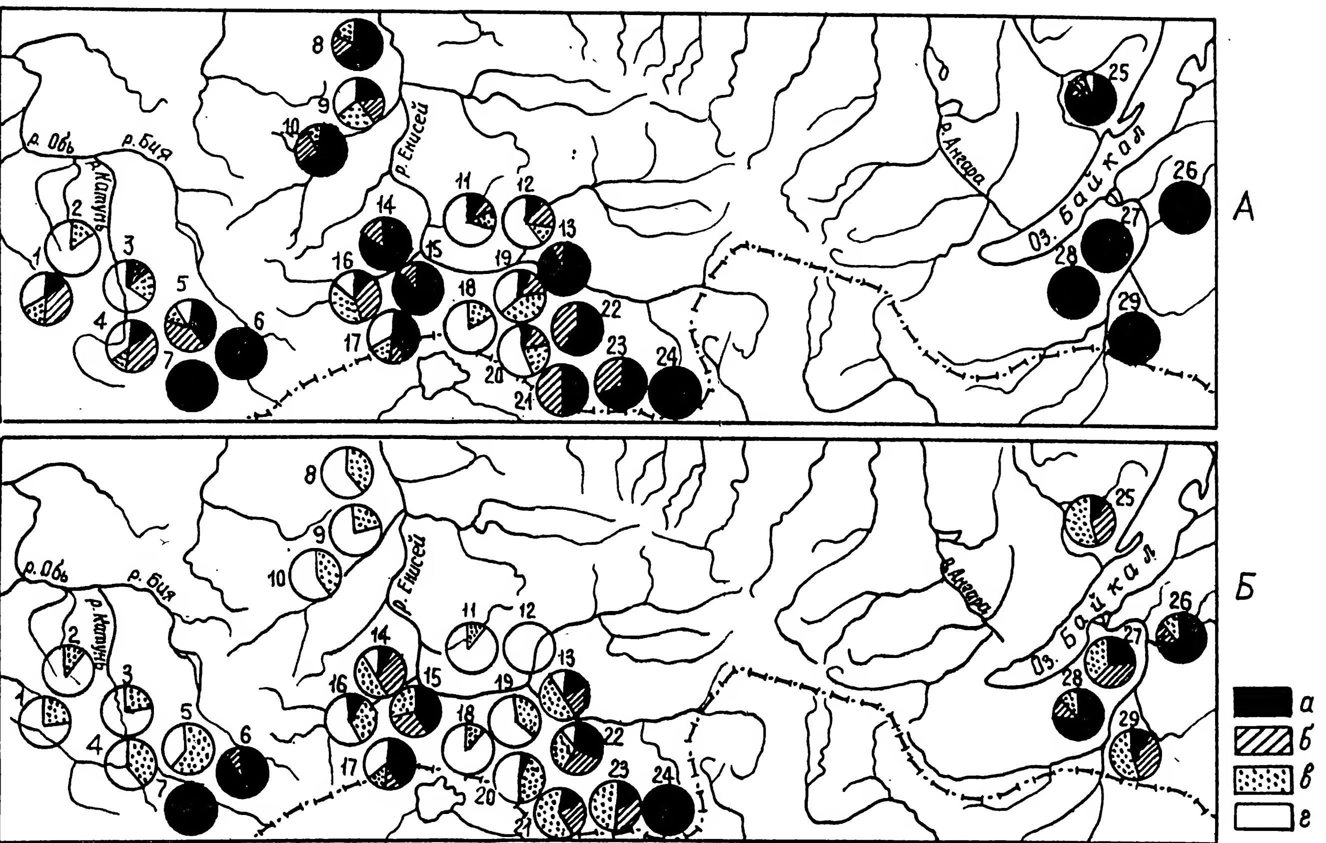


Рис. 2. Опушение завязи (*А*), чашечки (*Б*), верхней (*В*) и нижней (*Г*) сторон листочка *Caragana pygmaea*.

а — опушение очень густое, *б* — густое, *в* — слабое и единичное, *г* — отсутствует.

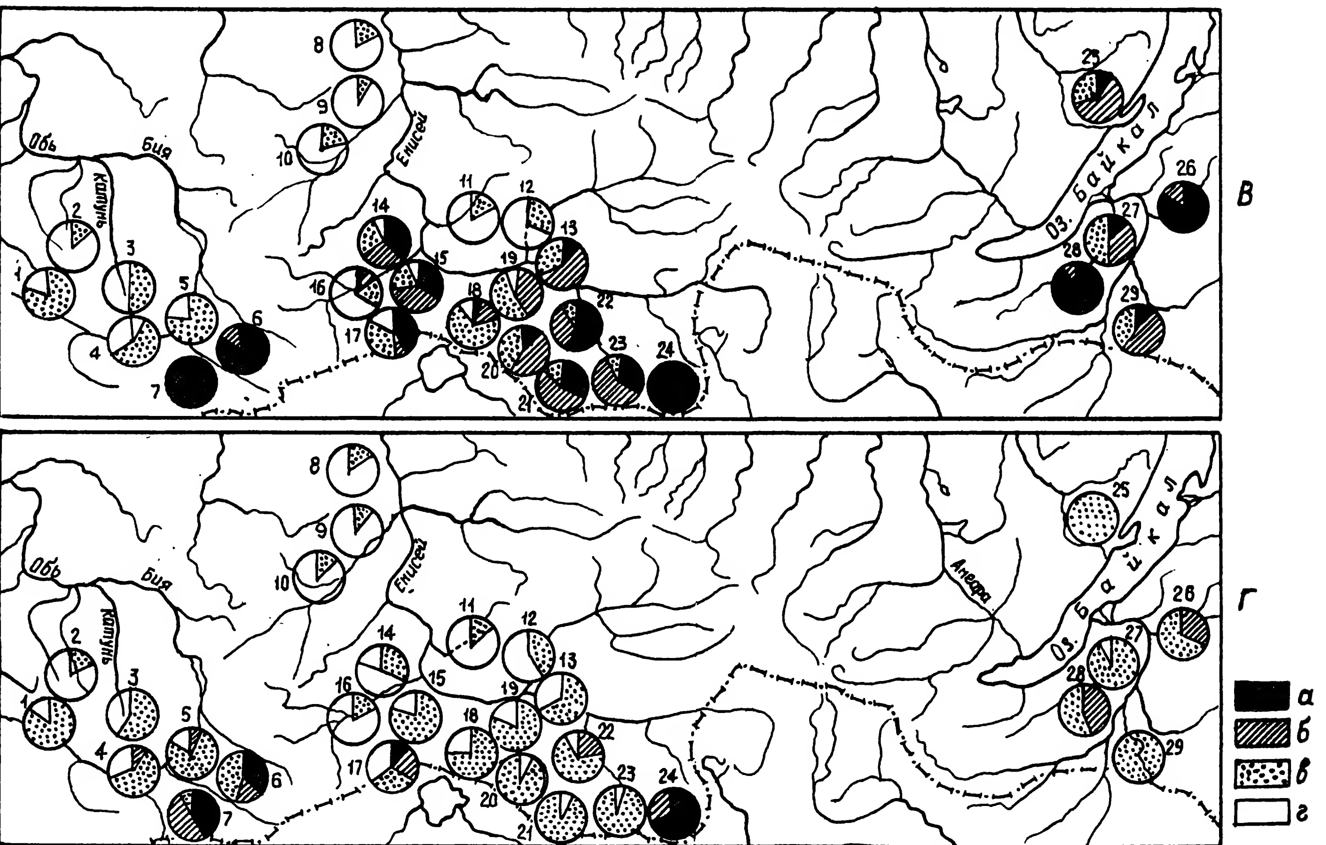


Рис. 2 (*продолжение*).

ТАБЛИЦА 4

Группы популяций *Caragana pygmaea*, выделяемые по степени опушенности органов

Признаки	Группы популяций	№ популяции
Слабое опушение органов	а) Алтайская	*1—5*
	б) Западносаянская	*11, 12*
	в) Южнотувинская	*18—20*
Густое опушение органов	а) Чуйская (Чуйская степь Алтая)	*6, 7*
	б) Терехольская (самая юго-восточная точка Тувы)	*24*
Густое опушение завязи и слабое или отсутствующее опушение других органов	Хакасская	*8—10*
Разнообразное опушение органов	а) Тувинская	*13—17, 21—23*
	б) Забайкальская	*25—29*

изменчивости листьев и пониженным — чашечек. В противоположность им популяции *1—5*, занимающие западную часть исследованной территории (*C. altaica*), характеризуются пониженным уровнем изменчивости листьев и повышенным — чашечек. Популяции восточной (забайкальской) группы имеют для большинства признаков средние показатели индивидуальной изменчивости.

Анализ эколого-географической изменчивости показал, что по большинству метрических признаков ее уровень существенно ниже уровня индивидуальной изменчивости (табл. 1—3). Только для одного (P_{10}) признака $V_{\text{эк.-геогр.}} > V_{\text{инд.}}$. Три признака ($P'_6$, P_6, W_2) имеют примерно одинаковую амплитуду обеих форм изменчивости. Эти признаки представляют собой соотношения разных показателей частей органов. Длина и ширина листочка (X', Y'), чашечки (X, Y), длина крыла и его ноготка (H_1, H_2) варьируют сильнее в пределах популяции, но имеют более низкие коэффициенты $V_{\text{эк.-геогр.}}$, тогда как для их отношений ($P'_6 = Y'/X'$, $P_6 = Y/X$, $W_2 = H_1/H_2$) $V_{\text{эк.-геогр.}} \approx V_{\text{инд.}}$. Это свидетельствует о существовании определенных различий в механизмах формирования и поддержания внутрипопуляционной и внутривидовой изменчивости абсолютных и относительных показателей морфологических признаков. Изменчивость абсолютных значений признаков в большей степени зависит от условий микросреды.

Далее мы рассматривали изменения значений каждого признака в географическом аспекте с целью выделения популяций или их групп, различающихся по какому-либо метрическому признаку или их совокупности. Значения большинства признаков варьируют весьма хаотично, и только некоторые из них могут послужить основой для выделения тех или иных групп популяций. Только для одного признака — P_{10} (характеристики зубца чашечки) характерна клинальная изменчивость (рис. 3). Клина охватывает все западные популяции (*1—24*). При движении в юго-восточном направлении форма зубца чашечки изменяется от остротреугольной с вытянутой заостренной верхушкой до овально-треугольной с туповатой или слегка заостренной верхушкой (рис. 3). Именно по данному признаку $V_{\text{эк.-геогр.}}$ превышает $V_{\text{инд.}}$, что вполне согласуется с клинальностью географической изменчивости значений признака, так как оба этих фактора свидетельствуют о зависимости признака от эколого-географических (климатических) условий. Однако нам не удалось выявить конкретный климатический фактор, значения которого образовывали бы подобную клину. Из-за сложного рельефа Алтайско-Саянской горной страны, чередования хребтов и межгорных котловин создаются разнообразные климатические условия. Каждое конкретное место произрастания вида имеет свои эколого-климатические особенности. Именно этим обусловлены отсутствие клинальности в изменчивости большинства признаков, хаотичность их варьирования по ареалу.

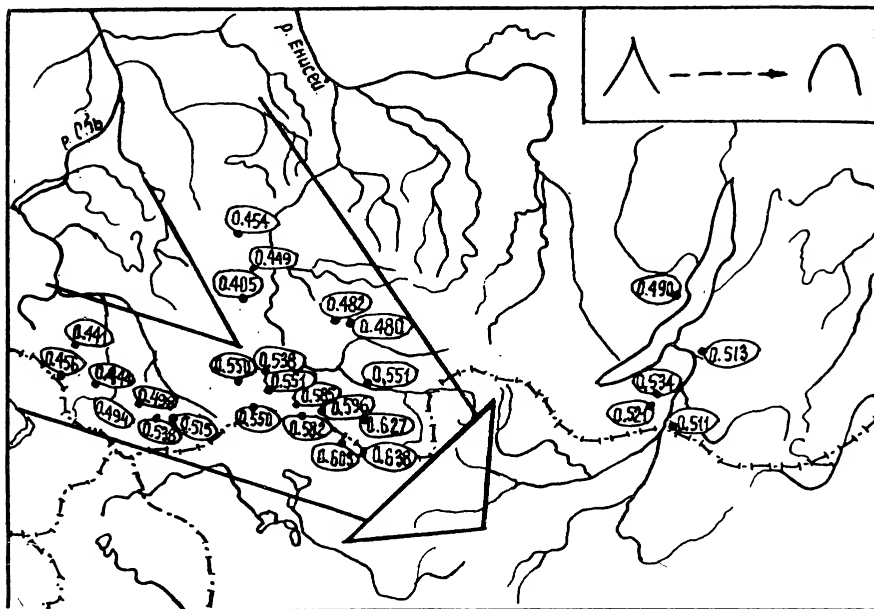


Рис. 3. Клинальная изменчивость формы зубца чашечки *Caragana pygmaea*.

Цифры на карте соответствуют цифрам в табл. 2 (графа $P10$, $\bar{X}$).

Анализируя эколого-географическую изменчивость всей совокупности метрических признаков (табл. 1—3), можно выделить несколько групп популяций, которые отличаются узкими обратноланцетными листочками (*25—29*); узкими удлиненными крыльями с коротким ушком (*6, 7*); широкими листочками с округлой верхушкой, короткими крыльями с чуть более коротким ноготком, длинным ушком и большей изогнутостью ноготка (*18—20*); округло-притупленными зубцами чашечки и менее удлиненными крыльями с большей изогнутостью ноготка (*21—24*).

При обработке методами многомерной статистики были использованы не все вышеперечисленные признаки, а только метрические и показатели опушения органов (выраженные количеством баллов в зависимости от густоты опушения). Другие качественные признаки (форма куста, колючесть, цвет коры) в обработку не включены. В результате кластерного анализа все популяции оказались разделенными на две большие группы (два основных кластера), которые можно охарактеризовать как «типичную» (популяции *15—23*, рис. 4) и «нетипичную» (*9—18*, рис. 4) формы вида. Они в свою очередь включают в себя ряд групп. Типичная форма более однородна, хотя и здесь выделяется густо опушенная форма (популяции *6, 7, 24*). Нетипичная форма распадается на несколько мелких кластеров.

При учете всех изученных количественных и качественных признаков, а также экологической и географической характеристик все 29 популяций можно разделить на несколько групп.

I. Основная группа популяций

1. Типичная (тувинская) форма вида (популяции *13—16, 21, 22*), произрастающая в Туве, с разнообразным (густым или негустым) опушением органов, зелеными листьями и золотистой или зеленовато-золотистой корой и тонкими, иногда поникающими побегами. Сюда же относится и популяция *17*, которая представляет собой переходный вариант от типичной формы основной группы

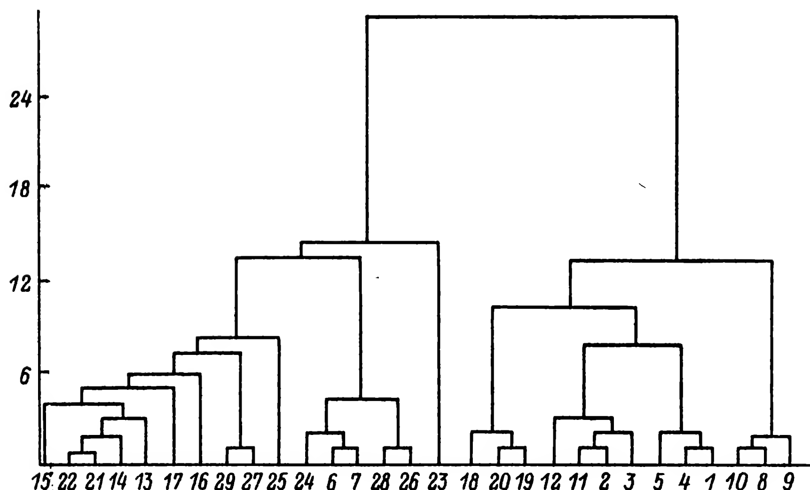


Рис. 4. Дендрограмма сходства популяций *Caragana pygmaea*.

По оси абсцисс — номера популяций; по оси ординат — *m*-мерное Евклидово расстояние.

к популяциям южнотувинской ксерофильной группы и включает в себя особи обеих форм, а также помеси между ними.

2. Хакасская группа популяций (*8—10*) отличается от типичной формы вида (тувинских популяций) опушением органов (густое опушение завязи при слабом или отсутствующем опушении других органов). Это самая северная группа, она характеризуется повышенной изменчивостью листьев в популяциях и стабильностью цветков.

3. Забайкальская группа популяций (*25—29*) примыкает к типичной форме, но несколько отличается от нее более узкими обратноланцетными листочками, самая широкая часть которых сильнее смещена к верхушке.

Популяции тувинской, хакасской и забайкальской групп занимают каменистые степи плакорных участков или южные, юго-западные и юго-восточные каменистые склоны. Они представляют собой единый экотип — основную форму существования вида *C. pygmaea*.

II. Мезофильная группа популяций

4. Алтайская группа (*1—5*), характерные черты ее растений: очень слабое или отсутствующее опушение органов; бурая гладкая или шероховатая кора; высота куста от 1 до 3 м; жесткие, прямые или слегка поникающие побеги; листья и цветки часто имеют красноватый оттенок. По метрическим признакам отдельных органов заметных отличий не имеет. Растет на степных каменистых склонах, скалах, в луговых степях Центрального и Юго-Восточного (но севернее Чуйской и Курайской степей) Алтая. Представляет собой эколого-географическую расу.

5. Западносаянская группа популяций (*11, 12*) очень сходна с алтайской, но высота куста меньше (до 2 м); побеги жесткие, торчащие. Растет на скалистых склонах и в лугово-степных поймах рек Турано-Уюкской котловины и окрестных хребтов Западного Саяна в северо-западной Туве. Представляет собой локальный экотип, морфологически и экологически примыкающий к алтайской форме, но географически изолированный от нее.

6. Чуйская группа популяций (*6, 7*) занимает опустыненные степи в долинах рек Чуя и Курай. По эколого-климатическим характеристикам эти степи имеют сходство с опустыненными степями Убсунурской котловины в Туве (по количеству осадков, мощности снегового покрова, температурам, бурым почвам). Однако растительный покров опустыненных степей Юго-Восточного Алтая и южной Тувы несколько различается. Произрастающие здесь формы *C. pygmaea* имеют некоторое габитуальное сходство: небольшую высоту и компактность куста, сильную колючесть жестких, торчащих побегов, светло-золотистый или желтоватый цвет коры. Иногда особи чуйской формы несут на побегах такие же сероватые пробковые полоски, какие характерны для южнотувинской формы (8-я группа). Можно предположить, что эти признаки являются адаптационными к условиям опустыненных степей. Однако чуйская форма имеет очень густое, шерстистое опушение органов, из-за чего листья и чашечки кажутся сероватыми или сизо-зелеными, тогда как у южнотувинской формы органы голые. Имеются особенности и в строении крыльев: узкое удлиненное крыло с очень коротким ушком. Чуйские популяции можно считать локальным экотипом опустыненных степей Юго-Восточного Алтая.

7. Юго-восточнотувинская группа популяций (*23, 24*) отличается от типичной формы очень гладкой светло-золотистой, иногда почти серебристой корой особей; очень густым, шерстистым опушением органов; тупыми, округлыми зубцами чашечки; чуть менее удлиненными крыльями с более изогнутым ноготком. Однако эти признаки выражены нечетко, они как бы «расплываются», и определить каждый экземпляр как принадлежащий к этой группе довольно трудно. Наиболее характерны цвет коры и сизовато-серый оттенок всего растения из-за очень густого опушения. Данная группа популяций представляет собой локальный экотип и характеризуется наименьшим внутрипопуляционным полиморфизмом. Популяция *24* на барханных песках окр. оз. Тере-Холь состоит почти исключительно из особей этой формы. Популяция *23*, расположенная на песках в окрестностях соседнего, но более северного оз. Шара-Нур, представляет собой переходный вариант к типичной форме вида.

8. Южнотувинская группа популяций (*18—20*) отличается светлой корой; компактной, почти шаровидной формой куста; жесткими, прямыми, сильно колючими побегами с сероватыми пробковыми полосками. Опушение практически отсутствует; цвет листьев ярко-зеленый, насыщенный. Имеет более широкие листочки с широкоокруглой верхушкой, более короткие крылья с относительно коротким ноготком, длинным ушком и большей изогнутостью ноготка. Характеризуется наибольшим внутрипопуляционным полиморфизмом. Представляет собой эколого-географическую расу опустыненных каменистых степей Убсунурской котловины Центральной Азии.

Система вида *Caragana pygmaea* в Сибири

Построение экологической внутривидовой системы затруднено из-за отсутствия четкой ботанической терминологии и единообразных определений каждого термина. Разные авторы дают разные определения экотипа, экологической и географической расы и других внутривидовых единиц. Систему категорий, удобную для одного вида, зачастую невозможно использовать для другого и т. д. Мы не смогли подобрать подходящего термина для определения трех основных подразделений вида в нашей системе — типичной, мезофильной и ксерофильной форм *C. pygmaea* («форма» употребляется здесь как некий обобщенный термин, не соответствующий по смыслу самой мелкой таксономической категории «forma»). В данном случае можно было бы употребить

термин «общий экотип» в отличие от «локального экотипа», занимающего определенную, четко ограниченную территорию. Однако большинством авторов раса понимается более широко, чем экотип. Вопросы построения внутривидовых систем находятся в настоящий момент в стадии активной разработки для различных типов организмов, и поэтому каждая система обладает определенной степенью терминологического несовершенства.

Таким образом, экологическая система вида *C. pygmaea* в Сибири включает в себя 8 крупных единиц, характеризующихся различными объемом, степенью изоляции и уровнем морфологических отличий. Эту популяционно-экологическую систему можно представить следующим образом.

1) Типичная форма *C. pygmaea*:
   а) тувинская географическая раса (1-я группа популяций);
   б) хакасская географическая раса (2-я);
   в) забайкальская географическая раса (3-я).
2) Мезофильная форма *C. pygmaea*:
   а) алтайская эколого-географическая раса (4-я);
   б) западносаянский локальный экотип (5-я).
3) Ксерофильная форма *C. pygmaea*:
   а) чуйский локальный экотип (6-я);
   б) юго-восточнотувинский локальный экотип (7-я);
   в) южнотувинская эколого-географическая раса (8-я).

Таксономическая система вида, согласно «Кодексу ботанической номенклатуры», включает в себя категории подвида и разновидности. В качестве подвида можно рассматривать эколого-географические расы или хорошо обособленные экотипы, образующие «чистые» популяции, в качестве разновидности — экотипы, образующие наряду с чистыми популяциями смешанные в различной пропорции с типовой формой. В ранг подвида мы выделили мезофильную группу популяций (алтайскую и западносаянскую) и южнотувинскую эколого-географическую расу. Южнотувинская раса выделена впервые (Бондарева, 1989). Алтайская эколого-географическая раса соответствует описанной В. Л. Комаровым (1908) разновидности *C. pygmaea* var. *altaica* (Половинко и др., 1987), позже возведенной в ранг вида *C. altaica* А. И. Поярковой (1945); признается нами в ранге подвида.

Локальные экотипы нашей популяционно-экологической системы таксономически могут рассматриваться в ранге разновидностей. Таковы чуйская и юго-восточнотувинская группы популяций, которые мы планируем описать как varietas; однако для решения вопроса требуются дополнительные исследования.

В итоге таксономическая система *C. pygmaea* в Сибири может быть представлена следующим образом.

Caragana pygmaea subsp. *pygmaea*. Кора от желтовато-зеленоватой до ярко-золотистой, обычно желто-золотистая; опушение органов от слабого до очень густого. Распространен в Сибири на территориях Тувы, Хакасии, Юго-Восточного Алтая, в Прибайкалье и южной Бурятии.

Caragana pygmaea subsp. *austrotuviniča* Bondareva, 1989, Бот. журн. 74, 6 : 900. Кора светлая, беловато-желтоватая; форма куста компактная до почти шаровидной; растение сильно колючее; опушение органов обычно отсутствует, реже слабое (единичные волоски). Растет в каменистых опустыненных степях в южной части Тувы и прилежащих районах Монголии (в Убсунурской котловине).

Caragana pygmaea subsp. altaica (Kom.) Bondareva, comb. nov. — *C. pygmaea* var. *altaica* Kom. 1908, in: Acta Horti Petrop. 29, 2 : 242. — *C. altaica* (Kom.) Pojark. 1941, in: Fl. URSS, 11 : 397. Кора от светло-бурой гладкой до черно-бурой шероховатой; опушение органов очень слабое либо отсутствует. Распространен

в центральных и западных районах Горного Алтая, на более или менее мезофильных местообитаниях в Туве и Хакасии (главным образом в Западном Саяне).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарева Н. А. Изменчивость морфологических признаков и внутривидовая дифференциация караганы карликовой в Сибири. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987а. № 5941-В87. 50 с.

Бондарева Н. А. Исследование морфологии чашечки некоторых видов караганы средствами автоматизации. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987б. № 5944-В87. 13 с.

Бондарева Н. А. Новый подвид *Caragana pygmaea (Fabaceae)* из Сибири // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 899—901.

Бондарева Н. А., Исаков В. Н. Эндогенная и индивидуальная изменчивость листочков некоторых видов караганы // Бюл. ГБС. 1989. Вып. 154. С. 34—38.

Исаков В. Н., Висковатова Л. И., Лейшовник Я. Я. Исследование морфологии листа древесных средствами автоматизации. Рига, 1984. 196 с.

Комаров В. Л. Критический обзор видов рода *Caragana* Lam. // Тр. Петерб. бот. сада. 1908. Т. 29. Вып. 2. С. 178—388.

Мамаев С. А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск, 1975. С. 3—14.

Пешкова Г. А. Род *Caragana* Lam. // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2. С. 592—594.

Половинко А. Е., Баторова С. М., Яковлев Г. П. Морфологический анализ видов караган из ряда *Pygmaea* Kom. Улан-Удэ, 1987. 23 с.

Положий А. В. Род *Caragana* Lam. // Определитель растений ТувАССР. Новосибирск, 1984. С. 143—144.

Пояркова А. И. Род *Caragana* Lam. // Флора СССР. М.—Л., 1945. Т. 11. С. 327—368.

Соболевская К. А. Конспект флоры Тувы. Новосибирск, 1953. 245 с.

Шишкин Б. К. О некоторых растениях, найденных на Алтае в 1927 г. // Изв. Томск. отд. Русск. бот. о-ва. 1931. Т. 3. С. 113—120.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Центральный сибирский ботанический сад
СО РАН
Новосибирск

Получено 3 XII 1992

SUMMARY

The variability of morphological characters in natural *Caragana pygmaea* populations in Siberia has been studied. The specific patterns of intra- and interpopulation variations were demonstrated. Intraspecific differentiation has been considered and the system of the species in Siberia has been suggested.

УДК 582. 734

Н. Н. Лунева

РАЗМЕРЫ ЛЕПЕСТКОВ КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *PRUNUS* (*ROSACEAE*)

N. N. LUNYOVA. THE PETAL SIZE AS AN ADDITIONAL MORPHOLOGICAL CHARACTER IN THE TAXONOMY OF *PRUNUS* (*ROSACEAE*)

Оцениваются дополнительные возможности использования размеров лепестков в систематических разработках на примере рода *Prunus*.

Размеры лепестков цветков обычно указываются в ботанических описаниях цветковых растений, однако они нечасто используются в качестве таксономически значимых, а тем более диагностических признаков. Фенотипическое выражение любого признака всегда представлено довольно широким спектром «нормы реакций», пределы которого детерминированы генотипическими факторами. Поэтому значения количественных показателей признаков для видов одного рода, особенно близкородственных, могут быть заходящими, что практически исключает возможность использования таких признаков в качестве диагностических критериев и снижает их таксономическую значимость в систематических разработках. В данной статье предпринята попытка оценить дополнительные возможности использования размеров лепестков в целях систематики на примере рода *Prunus*.

Материал и методика

Для изучения в разные годы (1987, 1989, 1990) были взяты образцы лепестков из живых коллекций Павловской опытной станции Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ПОСВИР), Крымской опытно-селекционной станции ВИР (КрОССВИР) и из гербарной коллекции ВИР. Были приведены замеры длины и ширины лепестков цветков следующих таксонов: *Prunus domestica* L. (50 образцов), *P. cerasifera* Ehrh. (120 — 83 дикорастущих и 37 культурных), *P. spinosa* L. (60 — 27 дикорастущих и 33 культурных), а также *P. simonii* Carr., *P. darvasica* Temb., *P. nigra* Ait., *P. americana* Marsh., *P. gracilis* Engelm. et Gr., *P. lanata* Mack. et Bush., *P. maritima* Marsh. (по 3 образца каждого вида). Осуществлялись замеры 30 лепестков с каждого образца.

Для каждого лепестка определялись значения произведения его длины и ширины Д×Ш (см.: Широкий..., 1988), а также отношения длины лепестка к ширине Д/Ш. Для каждого лепестка в системе координат была поставлена точка, местонахождение которой определялось по значению Д×Ш на вертикальной оси и значению Д/Ш — на горизонтальной.

Таким образом, точки, расположенные в большем отдалении от нуля по вертикали, соответствуют более крупным лепесткам, а по горизонтали — изменению формы лепестков от округлой к удлиненной. После того как точки, соответствующие всем измеренным лепесткам, были внесены в систему координат, пограничные для каждого таксона точки соединялись замкнутой кривой (рис. 1).

Результаты и их обсуждение

Как видно из рис. 1, поля значений всех изученных видов оказываются частично взаимно перекрытыми, что объясняется не только достаточно широким

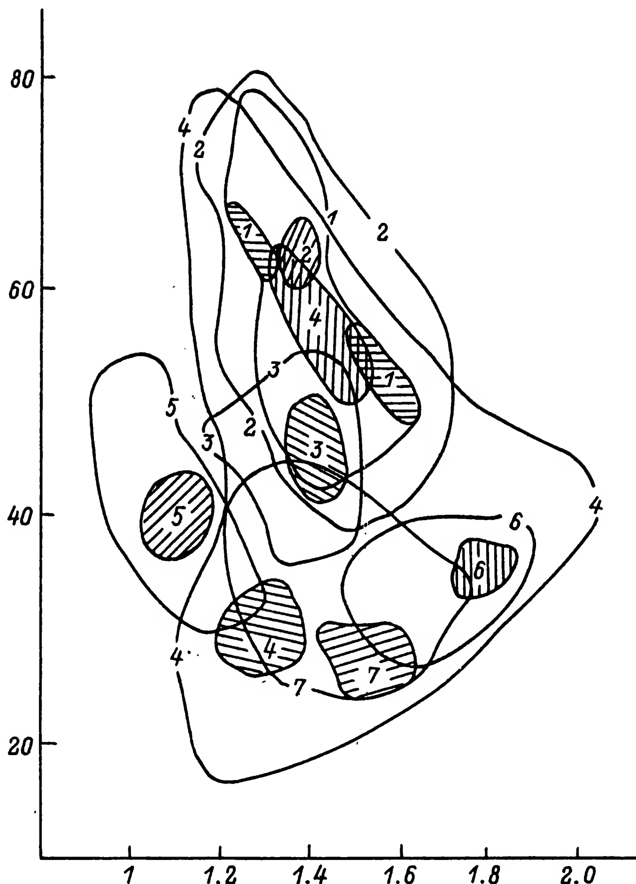


Рис. 1. Зоны величин и форм лепестков (заштрихованы зоны наибольшей частоты встречаемости) образцов некоторых видов рода *Prunus*.

1 — Prunus americana, 2 — P. simonii, 3 — P. darvasica, 4 — P. nigra, 5 — P. maritima, 6 — P. gracilis, 7 — P. lanata. Здесь и на рис. 2, 3: по оси абсцисс — Д/Ш, по оси ординат — Д × Ш.

диапазоном изменчивости размеров лепестков для каждого указанного таксона, но и параллелизмом в процессах формирования, характерным для близкородственных таксонов, а также изменениями генотипа, вызванными процессами гибридизации разных уровней.

Как показали наши исследования, частота встречаемости тех значений Д и Ш лепестков, на основе которых определялись зоны перекрывания полей, оказалась очень небольшой. В то же время в поле значений каждого вида четко выделились зоны точек, определяемые наиболее часто встречающимися величинами размеров лепестков (в дальнейшем — зоны наибольшей частоты встречаемости). Для каждого исследованного таксона зона наибольшей встречаемости отражает размеры лепестков, наиболее характерные для данного таксона (рис. 1).

Как видно, зоны наибольшей частоты встречаемости разных таксонов не совпадают. Показатели значений среднего арифметического ($\bar{X}$) для величин лепестков указанных таксонов не очень отличаются друг от друга, а в некоторых случаях практически совпадают (см. таблицу). Тем не менее, если их зоны наибольшей частоты встречаемости не совпадают, преобладающие внутри каж-

Показатели изменчивости размеров лепестков некоторых таксонов рода *Prunus*

Название таксона	$\bar{X}$	$\bar{S}$	V	P	$S_{\bar{X}}$	$S_{\bar{S}}$	S_V
Prunus americana	57.60	9.04	15.70	2.85	1.64	1.17	2.03
P. simonii	57.44	11.0	19.00	4.00	2.30	1.60	2.79
P. darvasica	45.80	5.60	12.20	2.18	1.00	0.72	1.58
P. nigra	43.00	14.97	34.80	3.40	1.46	1.03	2.40
P. maritima	39.99	6.17	15.42	2.75	1.10	0.79	1.97
P. gracilis	35.03	3.55	10.10	2.26	0.79	0.56	1.60
P. lanata	33.22	6.95	20.90	3.46	1.15	0.92	2.75
P. cerasifera							
Алыча дикорастущая							
Регионы:							
Азербайджан	86.10	19.70	11.66	1.80	1.56	1.10	0.62
Грузия	54.40	19.80	36.40	2.94	1.60	1.15	2.10
Черноморское побережье Кавказа	32.70	11.55	35.32	1.60	0.52	0.37	1.13
Северный Кавказ	66.89	11.20	16.70	1.24	0.83	0.57	0.84
Средняя Азия	70.20	18.90	26.92	1.31	0.91	0.65	0.92
Алыча культурная							
Группы сортов:							
каспийская	84.7	11.05	13.00	1.74	1.47	1.03	1.21
армянская	66.20	9.10	13.70	2.74	1.82	1.28	1.92
таврическая	63.00	13.41	21.28	1.97	1.24	0.88	1.39
грузинская	60.10	15.30	25.50	3.40	2.05	1.46	2.42
иранская	70.80	16.10	29.40	1.41	1.10	0.72	1.32
нахичеванская	69.10	12.80	18.50	3.37	2.32	1.68	2.40
P. spinosa							
Терн дикорастущий							
Регионы:							
Азербайджан	20.48	9.20	44.92	4.20	0.86	0.60	2.70
Армения	25.98	8.20	31.60	4.60	1.20	0.85	3.20
Черноморское побережье Кавказа	21.81	4.95	23.22	3.19	0.68	0.48	2.34
Северный Кавказ	42.35	20.16	47.60	2.94	1.25	0.88	2.08
Терн культурный	77.12	14.79	19.15	1.70	1.31	0.92	1.29
P. domestica							
Слива домашняя	73.04	20.62	28.23	0.86	0.63	0.44	0.61
Терновка	86.94	18.70	21.50	2.25	1.95	1.38	1.59

Примечание. $\bar{X}$ — среднее арифметическое; S — среднее квадратическое отклонение; V — коэффициент изменчивости, %; P — относительная ошибка среднего арифметического; $S_{\bar{X}}$ — ошибка среднего арифметического; $S_{\bar{S}}$ — ошибка среднего квадратического отклонения; S_V — ошибка коэффициента изменчивости.

дого таксона формы имеют такие же величину и форму лепестков, которые позволяют отличать по этим признакам один таксон от другого. Например, у *P. gracilis* в массе наблюдаются более крупные и удлиненные лепестки, чем у *P. lanata*, хотя значения $\bar{X}$ для них практически одинаковы. Отсутствуют достоверные различия по $\bar{X}$ между *P. americana* и *P. simonii*, однако наше исследование позволяет выявить не только тот факт, что виды различаются по величине и форме лепестков, но и то, что у *P. americana* отмечаются две группы форм — с крупными округлыми и мелкими удлиненными лепестками. Две группы форм выявляются и у *P. nigra*. Подобные сведения могут служить дополнительной информацией для выделения или объединения таксонов. В связи с вышеизложенным нам представляется особенно важным отметить, что подобная информация ускользает из поля зрения таксономиста, если он руководствуется только отсутствием достоверных различий значений $\bar{X}$ для изуча-

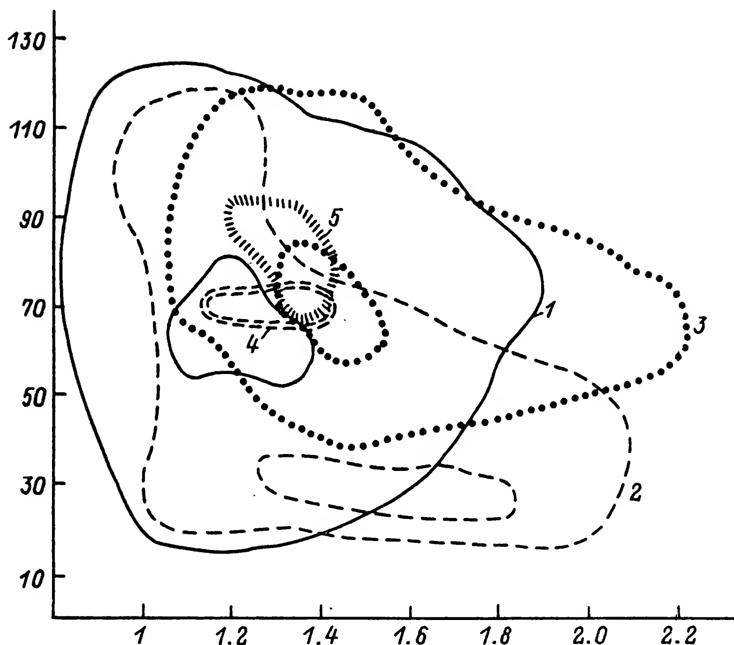


Рис. 2. Зоны наибольшей частоты встречаемости величин и форм лепестков образцов алычи дикорастущей *Prunus cerasifera* (*1*), терна дикорастущего *P. spinosa* (*2*), сливы домашней *P. domestica* (*3*), терновки (*4*) и культурного терна (*5*).

емых объектов (в данном исследовании достоверно отличается только *P. americana* от *P. gracilis* и *P. lanata*).

Результаты подобного анализа позволяют выявить некоторые стороны взаимоотношений изучаемых таксонов по интересующему признаку. Например, зоны наибольшей частоты встречаемости для алычи, терна и сливы домашней расположены близко друг от друга (рис. 2). Алыча и терн названы гипотетическими родителями сливы домашней (Рыбин, 1951), поэтому возможность любого сравнительного анализа данных по изучению этих 3 таксонов представляет большой интерес (Витковский, 1992). Анализ расположения зон 3 указанных видов позволяет сделать предположение, что округлолепестные образцы сливы домашней получили этот признак от алычи, а вытянутолепестные — от терна.

Значения размеров лепестков образцов культурных тернов (рис. 2) обусловили зону данного таксона, расположение которой частично совпало с зоной наибольшей частоты встречаемости сливы домашней, в частности с зоной, соответствующей группе терновок — одной из самых примитивных форм сливы домашней. Как видно из рис. 2, по величине лепестков культурный терн значительно и, как показали вычисления, достоверно отличается от терна дикорастущего. Эти данные четко вписываются в перечень других морфологических признаков (в основном в строении плода), по которым культурный терн отличается от дикорастущего, но сближается со сливой домашней, и позволяют положительно отнестись к предположению о происхождении культурных тернов от примитивных форм сливы домашней ранних этапов селекции. Совпадение величин лепестков у терновок и алычи обусловлено, вероятно, также тем, что алыча — один из видов-родителей сливы домашней, а следовательно, и древнейших ее форм — терновок.

Зона наибольшей частоты встречаемости размеров лепестков для среднеазиатских образцов дикорастущей алычи оказалась сдвинутой относительно зоны наибольшей частоты встречаемости размеров лепестков для кавказских

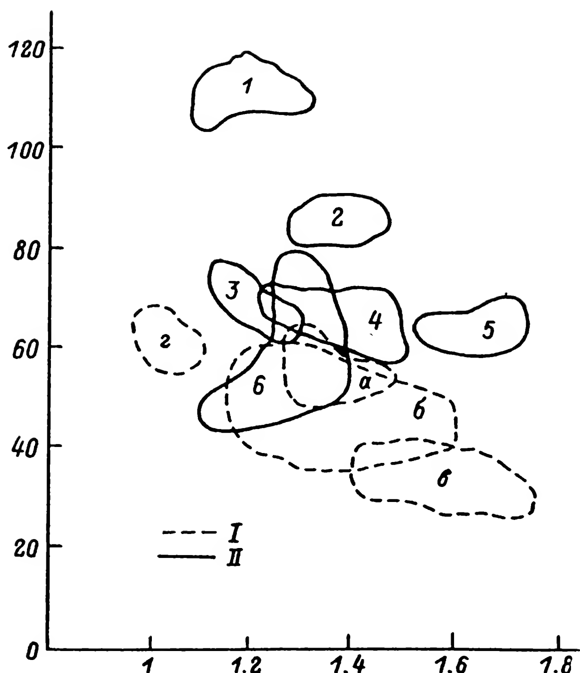


Рис. 3. Зоны наибольшей частоты встречаемости величин и форм лепестков образцов культурной и дикорастущей алычи *Prunus cerasifera*.

I — дикорастущая алыча, *а—г* — регионы: *а* — Азербайджан, *б* — Грузия, *в* — Черноморское побережье Кавказа, *г* — Средняя Азия; *II* — культурная алыча, *1—6* — группы сортов: *1* — иранская, *2* — каспийская, *3* — нахичеванская, *4* — таврическая, *5* — армянская, *6* — грузинская.

образцов (рис. 3). Налицо отличие округлолепестных форм среднеазиатской алычи от кавказских форм, лепестки которых более вытянуты в длину. Сравнение лепестков образцов дикорастущей алычи Азербайджана, Грузии и Черноморского побережья Кавказа (рис. 3, *а—в*) позволило установить, что наблюдается тенденция увеличения числа форм с мелкими, вытянутыми лепестками по направлению с юго-востока на северо-запад кавказской части ареала вида. Это иллюстрация клинальной изменчивости дикорастущей кавказской алычи по признаку размеров лепестков. Как известно, наличие непрерывного градиента изменений по отдельно взятому признаку не исключает возможности существования прерывистых различий по другим признакам (Синская, 1948), например по опушенности листа или окраске кожицы плода. Совсем не исключается также реальность существования крупных различий между крайними звеньями, даже если они связаны между собой непрерывным рядом изменений (Завадский, 1961). Наши вычисления показали, что различия по $\bar{X}$ между образцами Азербайджана и Черноморского побережья Кавказа являются достоверными. Даже без учета сведений о характере изменчивости других признаков дикорастущей алычи полученные данные позволяют еще раз подтвердить точку зрения авторов, считающих, что на территории Кавказа вид *P. cerasifera* таксономически дифференцирован (Ковалев, 1955; Гарковенко, 1979; Лунева, 1985).

На рис. 3 отражено также различие между дикорастущей и культурной алычей. Частичное совпадение их зон наибольшей частоты встречаемости обусловлено тем, что, как указывалось ранее (Лунева, 1987), существуют две принципиально разные группы образцов культурной алычи: группа, базирующаяся на привлекаемых из дикой природы и впоследствии распространяемых в культуре перспективных в том или ином отношении образцах

дикорастущей алычи; группа, испытавшая селекционные преобразования, сорта которой имеют в составе генотипа элементы влияния других таксонов.

Дифференциация зоны наибольшей частоты встречаемости значений размеров лепестков изученных объектов культурной алычи на несколько подзон соответствует выделяемым растениеводами группам сортотипов (рис. 3, *1—6*). Как видно, зоны наибольшей частоты встречаемости одноименных групп культурной и дикорастущей алычи не совпадают или совпадают лишь частично, что является результатом различий между ними по изучаемому признаку. Например, зона наибольшей частоты встречаемости культурной алычи грузинской частично совпадает с таковой дикорастущей алычи, т. е. многие образцы культурной грузинской алычи не отличаются по рассматриваемому здесь признаку от дикорастущей алычи грузинской *P. cerasifera* subsp. *georgica* Erem. ex Luneva. Причиной этого явился отбор, который в соответствии с национальными вкусами традиционно шел в Грузии на кислоплодные формы и часто выражался в переносе дикорастущего образца в сад. Поэтому многие культурные грузинские образцы не отличаются по ряду признаков от дикорастущих. Наоборот, зона наибольшей частоты встречаемости культурной алычи каспийской группы совсем не совпадает с зоной наибольшей частоты встречаемости признака дикорастущей алычи каспийской *P. cerasifera* subsp. *caspica* Luneva. Отбор в этих районах шел на сахаристые формы, созданию которых немало способствовали образцы, относящиеся к различным таксонам, в том числе и к другим родам (Еремин, Гарковенко, 1989). На несовпадение объемов таксономических групп культурной алычи, выделенных Н. В. Ковалевым (1955), с одноименными дикорастущими подвидами, выделенными им же, указывал сам Ковалев (1955 : 71). Нам представляется, что приведенные здесь результаты исследований дают основания для утверждения, что механический перенос классификации дикорастущей алычи в область культивируемых форм неверен.

Возможности использования морфологических признаков для целей систематики рода *Prunus* еще не исчерпаны. Изучение на большом количестве образцов таких признаков, которые не могут считаться диагностическими, способствует выявлению наиболее характерных для исследуемых таксонов величин признаков и использованию их при решении вопросов систематики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Витковский В. Л. Цветок как критерий помологической характеристики сортов сливы домашней // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1992. Т. 146. С. 55—60.

Гарковенко В. М. Изучение коллекции алычи с использованием таксономического метода Е. С. Смирнова // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1979. Т. 65. Вып. 3. С. 96—99.

Еремин Г. В., Гарковенко В. М. Внутривидовая систематика алычи // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1989. Т. 123. С. 9—14.

Завадский К. М. Учение о виде. Л., 1961. 254 с.

Ковалев В. Н. Алыча в природе, культуре и селекции. Ташкент, 1955. 212 с.

Лунева Н. Н. Виды алычи флоры СССР, их систематика и география: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 17 с.

Лунева Н. Н. Алыча нахичеванская и ее таксономическое положение // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1987. Т. 112. С. 57—62.

Рыбин В. А. Экспериментальные данные по вопросу гибридного происхождения садовой сливы *Prunus domestica* L. // Тр. Крымск. филиала АН СССР. Симферополь, 1951. Т. 1. С. 45—61.

Синская Е. Н. Динамика вида. М., 1948. 525 с.

Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Prunus* L. Л., 1988. 46 с.

Всероссийский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 24 VIII 1993

SUMMARY

Quite ofter, values of quantitative characters of the species belonging to one genus overlap, and thus their significanee for taxonomic investigations becomes reduced. The present paper shows additional possibilities of using the character of petal size for taxonomic purposes. The study of several *Prunus* species has revealed groups of forms with most frequently occurring values of petal size as well as differences between wild and cultivated forms.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.992

М. Э. Оганесян

ОБЗОР ВИДОВ ПОДРОДА *SCAPIFLORAE* РОДА *CAMPANULA* (*CAMPANULACEAE*). КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

M. E. OGANESYAN. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE SUBGENUS *SCAPIFLORAE* OF THE GENUS *CAMPANULA* (*CAMPANULACEAE*). KEY FOR DETERMINATION OF THE SPECIES

Приведен ключ для определения 20 видов подрода *Scapiflorae* рода *Campanula* из Европы, с Кавказа, из Северо-Западной Азии, Восточной Сибири и с Дальнего Востока.

В предыдущей публикации (Оганесян, 1993) выделен новый подрод рода *Campanula* L. — subgen. *Scapiflorae* (Boiss.) Oganesian. После ревизии видового состава установлено, что подрод представлен 20 видами (25 таксонами вместе с подвидами), распространенными в Европе (1 вид), на Кавказе и в северной части Передней Азии (16 видов), в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (3 вида). Для каждого вида были приведены синонимика, тип, распространение и местообитание. Для критических видов даны примечания. В этой статье приведен ключ для определения видов подрода *Scapiflorae.*

Genus *Campanula* L.
Subgen. *Scapiflorae* (Boiss.) Oganesian, 1993, Бот. журн. 78, 3 : 146.

1. Все растение почти совершенно голое, блестящее, сизоватое. Розеточные листья узколинейные или узколинейно-ланцетные, оттянутые в тонкий черешок, по краю мелко расставленно пильчатые; стеблевые линейные, обычно редкопильчатые или цельнокрайные. Цветоносы обычно 1-цветковые, 10—30 см выс., часто довольно твердые, крепкие. Каудексы сильно разветвленные, удлиненные, густо покрытые остатками листовых черешков и образующие плотные подушки. Венчик 1.2—2 см дл., узкоколокольчатый, разделенный на доли до 1/2. Зубцы чашечки узкотреугольно-линейные, почти шиловидные, твердые, достигающие 1/4—1/2 длины венчика. Придатки чашечки узколанцетные, оттянутые в нитевидное, часто крючковидно кнаружи загнутое окончание, равные длине трубки чашечки или в 2 (3) раза ее длиннее. Зубцы чашечки при плоде твердые, вперед направленные (не прижатые к коробочке и не отогнутые). Верхняя «цветоложная» часть коробочки округло-коническая. Утолщенное основание столбика остается при плоде в виде «клювика» . . . . 7. *C. ardonensis* Rupr.
— Совокупность признаков иная . . . . 2.
2. Зубцы и придатки чашечки сизо-зеленые, блестящие, по краям с беловатыми прижатыми щетинками; края зубцов чашечки загнутые и переходящие

в края ее придатков. Листья по краям с такими же щетинками, с поверхности щетинисто прижато опушенные, если же голые, то блестящие, сизо-зеленые. Цветоносы 1—5-цветковые, красноватые. Каудексы полупогруженные или надземные, толстые, разветвленные, густо покрытые остатками листовых черешков . . . . 3.

— Листья, зубцы и придатки чашечки с более или менее мягким, не щетинистым опушением или же голые. Комплекс признаков иной . . 5.

3. Листья обычно только с внутренней стороны покрыты загнутыми вниз, прижатыми, более или менее тонкими щетинками, реже голые или опушенные с обеих сторон равномерно; по краю расставленно железисто-пильчатые или расставленно железисто-зубчатые, с более толстыми, также загнутыми вниз щетинками. Венчик с широким основанием и, по-видимому, с перетяжкой у основания, разделенный на доли до 1/4—1/3 . . 4.

— Листья целиком или с внутренней стороны и по краям, или реже только по краям покрыты направленными вверх, толстыми прижатыми щетинками, цельнокрайные, с островатой белой железкой на верхушке; щетинки по краям листьев крючковидно загнутые и более толстые, чем на их поверхности. Цветоносы 2—7 см дл., прижато щетинисто опушенные; в пазухах стеблевых листьев много неразвитых цветочных почек. Розеточные листья узколопатчатые или линейно-лопатчатые, оттянутые в неясный черешок. Стеблевые листья ланцетные, сидячие. Цветки прямые или склоненные. Венчик по жилкам покрыт такими же щетинками, как и листья, 1.5 см дл., колокольчатый, без перетяжки у основания, разделенный на доли до 1/3. Зубцы и придатки чашечки сизо-зеленые, голые, блестящие, по краям с крючковидно загнутыми, вверх направленными щетинками (как и листья); зубцы прямые, со слегка загнутыми внутрь верхушками, треугольные, достигающие 1/3 длины венчика; придатки треугольные, достигающие 1/2 длины трубки чашечки. Трубка чашечки черноватая, по жилкам щетинисто опушенная, ширококоническая, 1—2 мм дл. Коробочка неизвестна . . . . 16. *C. pulvinaris* Hausskn. et Bornm.

4. Зубцы чашечки треугольные, продолговато- или узкотреугольные, сильно отогнутые и завернутые внутрь, достигающие (1/5) 1/4 (1/3) длины венчика. Придатки чашечки в виде складочки, от очень коротких, до равных длине ее трубки. Зубцы и придатки чащечки только по краям опушенные. Трубка чашечки голая, черноватая, ширококоническая, 1—2 мм дл. Цветоложе голое. Венчик голый, узкоколокольчато-трубчатый, разделенный на доли до 1/4—1/3. Цветки более или менее прямые или склоненные. Коробочка поникающая, верхняя часть ее полусферическая, нижняя конусовидная. Зубцы чашечки при плоде сильно отогнутые. Цветоносы 2—9 см выс., голые или слабо опушенные. Листья с внутренней стороны опушенные прижатыми тонкими щетинками, с наружной голые (редко с обеих сторон голые). Розеточные листья лопатчатые, продолговато- или линейно-лопатчатые, оттянутые в черешок, равный длине пластинки или короче ее, по краю расставленно зубчато-железистые (реже цельнокрайные). Стеблевые листья цельнокрайные или зубчато-железистые, нижние лопатчатые, яйцевидные или ланцетные, короткочерешковые или сидячие, широколанцетные или ланцетные . . . . 15. *A. bornmuelleri* Nábĕl.

— Зубцы чашечки широкояйцевидные или треугольные, туповатые, прямые либо более или менее отогнутые, но не завернутые внутрь, достигающие 1/5—1/4 длины венчика. Придатки чашечки ланцетные, оттянутые или широкояйцевидные, в 1—2 раза длиннее ее трубки. Зубцы и придатки чашечки опушенные прижатыми щетинками целиком или только по краям либо голые. Трубка чашечки голая или опушенная прижатыми

щетинками, черноватая, коническая, 1—2 мм дл. Цветоложе голое. Венчик 1—2 см дл., весь голый или в нижней части опушенный такими же волосками, как и все растение, колокольчатый, с широким основанием и часто с перетяжкой у основания, разделенный на доли 1/4—1/3. Цветки склоненные. Коробочка склоненная, верхняя часть ее слабо сферическая, нижняя конусовидная; основание столбика утолщенное и остающееся при плоде в виде «клювика». Зубцы чашечки при плоде отогнутые. Цветоносы 3—10 см дл., опушенные прижатыми щетинистыми волосками. Листья с внутренней стороны и по краям опушенные загнутыми вниз щетинками, с наружной — голые, блестящие или реже с обеих сторон одинаково опушенные. Розеточные листья узколанцетные, продолговато- или линейно-лопатчатые, расставленно пильчато-железистые, оттянутые в черешок, по длине примерно равны пластинке. Стеблевые листья расставленно пильчато-железистые либо более или менее цельнокрайные, нижние линейно-лопатчатые, короткочерешковые, верхние узко- или линейно-ланцетные, сидячие . . . . 14. *C. ledebouriana* Trautv.

5. Цветоложе голое. Зубцы чашечки при плоде прижатые к нему. Трубка чашечки черноватая, голая или по жилкам шерстистая. Зубцы и придатки чашечки по краям (реже и по жилкам) более или менее густо шерстистые, паутинистые или реснитчатые . . . . 6.

— Совокупность признаков иная . . . . 10.

6. Трубка чашечки всегда голая. Листья, зубцы и придатки чашечки ярко-зеленые, нежные, голые, по краям длинно белореснитчатые или шерстистые. Розеточные листья без выраженного черешка, зубчатые или острогородчатые. Цветоносы нежные, более или менее голые, 1-цветковые. Цветки обычно прямостоячие. Венчик колокольчатый, снаружи голый. Каудексы погруженные . . . . 7.

— Трубка чашечки голая или по жилкам шерстистая. Листья, зубцы и придатки чашечки обычно голые, по краям (и жилкам) паутинистые или шерстистые, реже целиком паутинистые или шерстистые. Розеточные листья с явным черешком, примерно равным длине пластинки, городчатые. Цветоносы голые или опушенные, 1-цветковые или немногоцветковые. Венчик голый либо более или менее опушенный. Каудексы погруженные или полупогруженные . . . . 8.

7. Розеточные листья ланцетные, линейно-ланцетные или ланцетно-лопатчатые, обычно бесчерешковые (если черешок более или менее выражен, то листья ланцетные, зубчато- или острогородчато-железистые), остроконечные или тупые, городчато-железистые, по краям длинно белореснитчатые, с оттопыренными и загнутыми вниз, у верхушки листа более длинными ресничками. Стеблевые листья линейные или линейно-ланцетные, полустеблеобъемлющие. Цветоносы (1) 5—10 (25) см выс. Венчик (1) 2—3 (4) см дл., до 1/3 (1/2) разделенный на доли. Зубцы чашечки треугольно-линейные, остроконечные, прямые, равные (1/3) 1/2 (2/3) длины венчика. Придатки чашечки яйцевидные, в 2—3 раза длиннее ее трубки и скрывающие трубку. Опушение краев зубцов и придатков чашечки более густое и длинное, чем опушение краев листьев . . . . 13. *C. ciliata* Stev.

— Розеточные листья лопатчатые, оттянутые в неясный черешок, обычно в нижней части цельнокрайные, на верхушке с 3—5 зубчиками, из которых средний короче боковых (иногда весь лист цельнокрайный или зубчатый). Стеблевые листья линейные или линейно-лопатчатые, на верхушке также с 3 зубчиками, сидячие. Зубцы чашечки линейно- или продолговато-ланцетные, чаще тупые, реже более или менее островатые. Придатки чашечки узколанцетные, часто нитевидно оттянутые, в 1—2 раза длиннее трубки . . . . 12. *C. tridentata* Schreb.

а. Цветоносы 2—8 (12) см выс. Венчик 1.5—2 (2.5) см дл. Опушение краев листьев, зубцов и придатков чашечки реснитчатое или волосистое. Розеточные листья 1.5—4 (7)см дл. . . . . 12a. *C. tridentata* subsp. *tridentata.*

— Цветоносы (7) 10—15 см выс. Венчик 3—4 (5) см дл. Опушение краев листьев, зубцов и придатков чашечки шерстистое. Розеточные листья 3—10 см дл. . . . . 12b. *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana* (Roem. et Schult.) Oganesian.

8. Трубка чашечки ширококоническая. Венчик колокольчатый, с широким основанием, надрезанный на доли не более чем до 1/3. Розеточные листья ланцетные или линейно-ланцетные. Цветки обычно склоненные . . 9.

— Трубка чашечки коническая, голая или по жилкам шерстистая. Венчик до 3—3.5 см дл., узкоколокольчато-воронковидный, надрезанный на доли до 2/5—1/2, голый, по краям лопастей шерстистый или паутинистый. Розеточные листья обратнояйцевидные или продолговато-эллиптические, оттянутые в черешок, примерно равный длине пластинки, голые или же по краям и жилкам шерстистые. Стеблевые листья ланцетные, короткочерешковые или сидячие. Цветки обычно прямостоячие. Цветоносы 1-цветковые, 5—10 см выс., голые или шерстистые, иногда красноватые. Зубцы и придатки чашечки зеленые, обычно голые, по краям и жилкам паутинистые или шерстистые (реже целиком паутинистые или шерстистые). Зубцы чашечки ланцетные, широколанцетные или яйцевидные, острые, достигающие 1/3—1/2 длины венчика. Придатки ланцетные, достигающие 1/2 длины трубки или равные ей, или нитевидно оттянутые и превышающие длину трубки чашечки. Каудексы слабо разветвленные, погруженные или полупогруженные . . . . . . 20. *C. chamissonis* Fed.

9. Венчик 2—2.5 см дл., надрезанный на доли до 1/3, по краям лопастей шерстистый, у основания волосистый. Зубцы чашечки треугольно-ланцетные или ланцетные, достигающие 1/3—1/2 длины венчика, голые, по краям и жилкам шерстистые. Придатки чашечки крупные, яйцевидные или ланцетные, скрывающие ее трубку, по краям шерстистые. Розеточные листья широколанцетные, ланцетные или линейно-ланцетные, оттянутые в черешок, достигающий 1/2 длины пластинки или равный ей. Стеблевые листья ланцетные или линейно-ланцетные, сидячие. Цветоносы 1-, редко 2-цветковые, 5—15 см выс., голые или в верхней части длинноволосистые, иногда красноватые. Каудексы полупогруженные или надземные . . . . 18. *C. dasyantha* Bieb.

— Венчик 1.5—3 см дл., надрезанный на доли не более чем до 1/5—1/4, голый, по краям лопастей слегка опушенный. Зубцы чашечки узкотреугольно-линейные, с широкими выемками между ними, достигающие 1/2—4/5 длины венчика, голые, по краям шерстистые или паутинистые. Придатки чашечки мелкие, зубчиковидные или же нитевидно оттянутые и примерно равные длине трубки чашечки, но не скрывающие ее, по краям шерстистые. Розеточные листья ланцетные или линейно-ланцетные, оттянутые в черешок, не превышающий длину пластинки. Нижние стеблевые листья по форме и величине обычно близки к розеточным, полустеблеобъемлющие, верхние и средние уменьшенные, ланцетные или линейно-ланцетные, сидячие. Цветоносы 1—15-цветковые, 5—20 см выс., если многоцветковые, то бороздчатые, голые или паутинистые. Цветоножки длинные, до 8 см дл. Каудексы слабо разветвленные, погруженные или полупогруженные . . . . 17. *C. alpina* Jacq.

а. Цветоносы 10—20 см выс., обычно многоцветковые . . . . 17a. *C. alpina* subsp. *alpina.*

— Цветоносы 5—10 см выс., обычно 1-цветковые . . . . 17b. *C. alpina* subsp. *orbelica* (Pančič) Urum.

10. Розеточные листья округлые, эллиптические, обратнояйцевидные или округло-лопатчатые, сразу оттянутые в хорошо выраженный тонкий черешок, в (1) 2—4 (6) раз длиннее пластинки. Цветоложе обычно опушенное. Зубцы чашечки при плоде распростертые или отогнутые . . 11.
— Розеточные листья ланцетные, лопатчатые или узкоэллиптические, черешок короче пластинки и менее явно выражен. Цветоложе голое или опушенное. Зубцы чашечки при плоде отогнутые или нет . . . . 13.
11. Венчик всегда голый, узкоколокольчатый, 1.5—3 см дл., до 1/3 разделенный на доли. Зубцы и придатки чашечки с поверхности голые, по краям длинно редкореснитчатые. Зубцы чашечки линейно- или широколанцетные, туповатые, не более 1/6—1/4 длины венчика. Придатки чашечки узкояйцевидные или ланцетные, в 1—2 раза длиннее трубки. Трубка чашечки ширококоническая, голая или опушенная. Цветоложе опушенное. Зубцы чашечки при плоде звездообразно распростертые. Цветоносы 10—20 (30) см выс., опушенные длинными редкими волосками, нежные, довольно густо облиственные, 1-цветковые. Листья с поверхности обычно голые, по краям редкореснитчатые, очень редко с обеих сторон или только с внутренней слабо опушенные. Розеточные листья округлые, обратнояйцевидные или овальные, оттянутые в черешок, в 2—4 раза длиннее пластинки, зубчатые или городчатые. Стеблевые листья многочисленные; нижние и средние по форме схожи с розеточными, узкоовальные, с черешком, равным длине пластинки, мелкозубчатые; верхние широколанцетные, короткочерешковые или сидячие, зубчатые или городчатые. Каудексы разветвленные, полупогруженные. Розетки листьев плотные. . . . . 8. *C. bellidifolia* Adam.
— Венчик более или менее опушенный (очень редко голый), ширококолокольчатый или ширококолокольчато-воронковидный, разделенный на доли более глубоко. Вся чашечка пушистая или шерстистая (очень редко голая). Зубцы чашечки при плоде отогнутые назад . . . . 12.
12. Цветоносы красноватые, твердые, 1—5-цветковые, (2) 5—15 (20) см дл., шерстистые или почти голые, под трубкой чашечки всегда паутинистые. Каудексы полупогруженные или надземные, разветвленные, длинные, образующие подушки. Розетки листьев удлиненные, рыхлые. Листья шерстистые (редко почти голые), по краям опушенные сильнее. Розеточные листья эллиптические или лопатчатые, оттянутые в тонкий черешок, в (1) 2—4 (6) раз длиннее пластинки, по краям волнисто-острогородчатые или волнисто-редкозубчатые. Стеблевые листья по форме, размерам и краю листа схожие с розеточными, нижние и средние эллиптические или лопатчатые, с черешком, в 1—3 раза длиннее пластинки, верхние ланцетные или линейно-ланцетные, короткочерешковые или сидячие. Цветки прямые или склоненные. Венчик (1) 1.5—2.5 см дл., ширококолокольчатый, до 1/3—1/2 разделенный на доли, голый или в основании пушистый, часто по краям лопастей мохнатый. Зубцы и придатки чашечки пушистые или шерстистые (редко почти голые). Зубцы чашечки продолговато-треугольные или широколинейно-ланцетные, иногда по краям волнистые, достигающие не более (1/5) 1/4 (1/3) длины венчика. Придатки чашечки от очень коротких, зубчиковидных до оттянутых, равных длине трубки или превышающих ее, если длинные, то крючковидно кнаружи загнутые. Трубка чашечки ширококоническая, почти всегда пушисто, шерстисто или паутинисто опушенная (очень редко почти голая). Цветоложе паутинистое или голое. Зубцы чашечки при плоде отогнутые назад . . . . 1. *C. petrophila* Rupr.
— Все растение сероватое от пушистого или шерстистого равномерного опушения (очень редко почти голое). Цветоносы нежные, шерстистые, (5) 10—15 (30) см выс., 1-цветковые. Листья по краям и с внутренней

стороны опушенные сильнее, чем с наружной (редко почти голые). Розеточные листья обратнояйцевидные или лопатчатые, оттянутые в явный черешок, в 1—4 раза длиннее пластинки, остроконечные или тупые, зубчатые или городчатые. Стеблевые листья по форме и размерам отличаются от розеточных, нижние лопатчатые или ланцетные, короткочерешковые, верхние ланцетные, сидячие. Цветки прямые или склоненные. Венчик снаружи обычно пушистый или шерстистый, ширококолокольчато-воронковидный, до 2/5—1/2 разделенный на доли, (1.5) 2.5—3.5 (4) см дл. Зубцы чашечки снаружи сильно опушенные, изнутри слабо опушенные или почти голые, ланцетные или узкотреугольные, островатые или тупые, достигающие 1/3—1/2 длины венчика. Придатки чашечки опушенные, яйцевидные, широкотреугольные или узкотреугольно оттянутые, в 1—3 раза длиннее трубки чашечки, скрывающие трубку. Трубка чашечки ширококоническая, пушистая. Цветоложе пушистое. Зубцы чашечки при плоде отогнутые назад, но не полностью. Каудексы разветвленные, обычно полупогруженные или надземные, образующие подушки. Розетки листьев плотные . . . 26. *C. saxifraga* Bieb. subsp. *argunensus* (Rupr.) Oganesian.

13. Верхняя «цветоложная» часть коробочки коническая (высота конуса 3—6 мм), как и нижняя «чашечная» (высота конуса 4—6 мм); нижняя часть столбика булавовидно утолщенная и остающаяся при плоде в виде «клювика». Зубцы чашечки прижатые к плоду. Листья с внутренней стороны равномерно опушенные довольно сильно прижатыми, загнутыми вниз нежными волосками, снаружи голые, блестящие, изредка опушенные только по краям, но тогда их внутренняя сторона тусклая. Розеточные листья линейные, линейно-ланцетные или линейно-лопатчатые, оттянутые в неясный черешок, в 1—2 раза длиннее пластинки, цельнокрайные или на верхушке расставленно пильчатые. Стеблевые листья более или менее цельнокрайные, нижние линейные или линейно-ланцетные, короткочерешковые или сидячие, верхние линейные, тупые, сидячие. Венчик (1) 1.5 (2) см дл., голый, узкоколокольчатый, до 1/3 разделенный на доли. Зубцы чашечки обычно снаружи голые, изнутри шерстистые, изредка опушенные равномерно с обеих сторон или только по краям, узкотреугольные, узколанцетные или линейно-ланцетные, достигающие (1/5) 1/4—1/3 длины венчика. Придатки чашечки с внутренней (обращенной к венчику) стороны шерстистые, снаружи голые, изредка опушенные только по краям или равномерно с обеих сторон, от незаметных, почти отсутствующих до узколинейных, узколинейно-ланцетных или узколанцетных, равных длине трубки чашечки или даже в 2—3 раза ее превышающих. Трубка чашечки коническая, голая или опушенная. Цветоложе голое или опушенное. Каудексы полупогруженные или надземные, густо покрытые остатками листовых черешков и образующие подушки . . . . 3. *C. besenginica* Fomin.

— Верхняя «цветоложная» часть коробочки полусферическая, нижняя «чашечная» конусовидная. Явного «клювика» при плоде нет. Тип опушения листьев, зубцов и придатков чашечки другой (если более или менее похожий, то листья явно лопатчатые). Розеточные листья лопатчатые или ланцетные, с более явно выраженным черешком . . . . 14.

14. Венчик узкоколокольчатый, голый. Листья зеленые, нежные, голые, по краям редковолосистые. Зубцы и придатки чашечки зеленые, голые, нежные, по краям реснитчатые. Розеточные листья узкоовальные, яйцевидно-продолговатые, узколопатчатые или ланцетные, оттянутые в тонкий черешок, в 2—4 раза длиннее пластинки. Цветоложе голое. Каудексы сильно разветвленные, полупогруженные или надземные, густо покрытые остатками листовых черешков и образующие подушки . . . . 15.

— Венчик колокольчатый, ширококолокольчатый или колокольчато-воронковидный, опушенный или голый. Листья обычно хотя бы с внутренней стороны опушенные, реже, кроме краев, голые. Зубцы и придатки чашечки голые или опушенные. Розеточные листья различной формы, но черешок не так явно выражен и не превышает длину пластинки более чем в 1—2 раза. Цветоложе голое или опушенное. Каудексы различные 17

15. Придатки чашечки ланцетные или овальные, в 3—4 раза короче ее трубки, голые, по краям реснитчатые. Зубцы чашечки линейные, туповатые, достигающие 1/2 длины венчика, голые, по краям реснитчатые. Венчик до 1/4—1/3 разделенный на слабо отогнутые доли. Цветоносы 10—15 см выс., слабо длинноволосисто опушенные. Розеточные листья продолговатые, тонкочерешковые, в верхней части городчатые или городчато-зубчатые. Стеблевые листья продолговато-ланцетные, в верхней части расширенные, короткочерешковые . . . . 5. *C. zeyensis* Amirchanov et Tavasiev.

— Придатки чашечки узколанцетные или линейные, до 1—2 раза длиннее ее трубки. Зубцы чашечки острые, достигающие (1/4) 1/3 (1/2) длины венчика. Доли венчика сильно отогнутые 16

16. Цветоносы 1-цветковые, 5—20 см выс. Розеточные листья узкоовальные, узколопатчатые или ланцетные, оттянутые в черешок, в 2—4 раза превышающий длину пластинки, расставленно острогородчатые, расставленно мелкозубчатые либо более или менее цельнокрайные. Нижние стеблевые листья лопатчатые, с черешком, примерно равным длине пластинки, обычно цельнокрайные, верхние ланцетные, сидячие, цельнокрайные. Венчик (1.5) 2—2.5 (3) см дл., до 1/3 разделенный на доли. Зубцы чашечки узкотреугольно-линейные или линейные, остроконечные, достигающие 1/3—1/2 длины венчика. Придатки чашечки равные по длине ее трубке. Трубка чашечки черноватая, с резкой границей с зелеными зубцами и придатками. Коробочка прямая (?) или склоненная. Зубцы чашечки при плоде не отогнутые. Растения приледниковой зоны, на высоте 2100—3000 м над ур. м . . . . 4. *C. kryophila* Rupr.

— Цветоносы 1—2-цветковые, 15—20 (25) см выс. Розеточные листья продолговато-лопатчатые или яйцевидно-продолговатые, оттянутые в тонкий черешок, в 3—5 раз превышающий длину пластинки, городчато-зубчатые. Нижние стеблевые листья схожие с розеточными, но уменьшенные, короткочерешковые, верхние линейные, сидячие. Венчик 2.5—3 (3.5) см дл. Зубцы чашечки ланцетные, острые, голые, достигающие 1/4—1/3 длины венчика. Придатки чашечки по краям опушенные, узколанцетные, оттянутые, в 1—2 раза длиннее ее трубки. Коробочка поникающая. Зубцы чашечки при плоде отогнутые. Растения лесной зоны, на высоте 1000 м над ур. м., на известняковых скалах . . . . 6. *C. kadargavanica* Amirchanov et Komzha.

17. Розеточные листья ланцетные, узколанцетные (редко продолговато- или линейно-лопатчатые), с черешком в 1—2 раза длиннее пластинки, мелкозубчатые или городчатые, часто почти цельнокрайные . . . . . 18.

— Розеточные листья округло-лопатчатые, лопатчатые или продолговато-лопатчатые . . . . 20.

18. Цветоложе голое. Вся чашечка жестковолосистая. Зубцы чашечки ланцетные, достигающие 1/2 длины венчика, вверху дуговидно изогнутые. Придатки чашечки короткие, треугольные. Венчик 1.5 см дл., колокольчато-воронковидный, разделенный на доли до 1/3, снаружи слабо опушенный, по краям лопастей курчавоволосистый. Цветоносы 1-цветковые, слабые, 10—12 см выс., редковолосистые. Розеточные листья ланцетные, оттянутые в нитевидный черешок, примерно равный длине пластинки, неравномерно выемчато-мелкозубчатые, голые. Стеблевые листья линей-

ные, сидячие. Каудексы полупогруженные или надземные, разветвленные, покрытые остатками листовых черешков и образующие подушки . . . . 19. *C. aldanensis* Fed. et Karav.

— Если цветоложе голое, то чашечка не жестковолосистая. Зубцы чашечки не дуговидно изогнутые. Придатки чашечки ланцетные или яйцевидные, не короче длины ее трубки. Совокупность признаков иная . . . . 19.

19. Все растение, включая цветоложе и венчик, сероватое от короткого пушистого равномерного опушения. Цветоносы (3) 8—15 (30) см выс. Стеблевые листья узколанцетные, сидячие. Венчик пушистый, 2—3 (3.5) см дл., ширококолокольчатый, до 1/3—1/2 разделенный на доли. Зубцы чашечки ланцетные или линейные, обычно туповатые, достигающие 1/3—1/2 длины венчика. Придатки чашечки ланцетные, острые, часто нитевидно оттянутые, в 1—2 раза длиннее трубки. Зубцы чашечки при плоде отогнутые . . . . 2d. *C. saxifraga* Bieb. subsp. *aucheri* (A. DC.) Oganesian.

— Растение обычно голое, если же более или менее опушенное, то неравномерно. Цветоносы (5) 10—15 (25) см выс., голые или опушенные длинными волосками. Листья обычно только по краям с длинными тонкими волосками, реже с обеих сторон или только с внутренней стороны опушенные. Нижние стеблевые листья линейно-лопатчатые или линейно-ланцетные, короткочерешковые, верхние линейно-ланцетные, сидячие. Венчик голый или опушенный, (1.5) 2—2.5 (3) см дл., колокольчатый, узкоколокольчатый или колокольчато-воронковидный, до (1/4) 2/5 (1/2) разделенный на доли. Зубцы и придатки чашечки обычно только по краям опушенные длинными тонкими волосками, реже равномерно опушенные по всей поверхности. Зубцы чашечки узкотреугольные, продолговато-треугольные или широколинейно-ланцетные, обычно острые, реже тупые, достигающие (1/4) 2/5 (1/2) длины венчика. Придатки чашечки ланцетные или яйцевидные, острые, часто оттянутые, в 1—3 раза длиннее ее трубки, по ширине часто равные ширине зубцов чашечки, а по длине — 1/2 длины зубцов (очень редко мелкие, в виде складочки). Трубка чашечки коническая, голая или опушенная. Цветоложе голое или опушенное. Зубцы чашечки при плоде отогнутые . . . . 2a. *C. saxifraga* Bieb. subsp. *saxifraga*.

20. Листья явно зубчатые или острогородчатые. Цветоложе обычно голое, реже опушенное. Цветоносы (3) 5—15 см выс., не красноватые . . . . . 21.

— Листья слабо зубчатые, слабо городчатые или цельнокрайные. Цветоложе всегда волосистое. Цветоносы 3—7 (10) см выс., красноватые . . . . 22.

21. Каудексы полупогруженные или надземные, разветвленные, толстые, густо покрытые остатками листовых черешков и образующие подушки. Цветоносы (5) 10—15 см выс., обычно более или менее голые. Листья, кроме краев, голые (очень редко слабо опушенные). Розеточные листья лопатчатые, оттянутые в черешок, примерно равный длине пластинки, в нижней части более или менее цельнокрайные, в верхней крупнозубчатые, с вверх направленными и загнутыми зубцами. Стеблевые листья сильно уменьшенные, узколопатчатые или ланцетные, сидячие, часто тоже зубчатые. Венчик опушенный или голый, (1.5) 2—3 см дл., ширококолокольчатый, почти до 1/2 разделенный на доли. Зубцы и придатки чашечки опушенные. Зубцы чашечки узколанцетные, островатые, доходящие до разрезов венчика. Придатки чашечки узколанцетные или ланцетные, длина их сильно варьирует. Трубка чашечки коническая, опушенная. Зубцы чашечки при плоде отогнутые . . . . 2c. *C. saxifraga* Bieb. subsp. *meyerana* (Rupr.) Oganesian.

— Каудексы погруженные или полупогруженные, слабо разветвленные, тонкие, слабо покрытые остатками листовых черешков и не образующие подушек.

Цветоносы (3) 5—10 (15) см выс., обычно голые, реже опушенные. Листья обычно голые, по краям волосистые, реже с внутренней стороны пушистые, по краям шерстистые, но с наружной стороны всегда голые. Розеточные листья лопатчатые, продолговато-лопатчатые, редко линейно-лопатчатые, с черешком в 1—2 раза длиннее пластинки, зубчатые или острогородчатые, редко более или менее цельнокрайные. Нижние и средние стеблевые листья по форме и величине сравнимы с розеточными: линейно-лопатчатые или продолговато-лопатчатые, зубчатые или цельнокрайные, с черешком, равным длине пластинки или немного короче ее, верхние линейно- или узколанцетные, сидячие, цельнокрайные. Цветки обычно прямостоячие. Венчик голый или опушенный, (1.5) 2—2.5 (3.5) см дл., ширококолокольчатый или колокольчато-воронковидный, до (1/3) 2/5—1/2 разделенный на доли. Зубцы и придатки чашечки обычно зеленые, голые, по краям волосистые (редко равномерно опушенные только с наружной стороны или с обеих сторон), узкотреугольные, продолговато-треугольные, узкотреугольно-линейные, ланцетные или ланцетно-линейные, острые или туповатые, достигающие (1/4) 1/3 (1/2) длины венчика. Придатки чашечки от линейно-ланцетных до ланцетных, иногда узкояйцевидные, острые, иногда оттянутые, в 1—2 (3) раза длиннее трубки. Трубка чашечки обычно черноватая, голая, по жилкам опушенная, с резкой границей с зелеными зубцами, реже равномерно опушенная, не черноватая. Зубцы чашечки при плоде прижатые. Основание столбика утолщенное и остающееся при плоде в виде «клювика» . . . . . . 9. *C. circassica* Fomin.

22. Цветоносы 3—6 (10) см выс., опушенные (редко голые), под цветком паутинистые. Листья с обеих сторон или только с внутренней стороны густо короткоопушенные, по краям паутинистые (очень редко листья с поверхности голые, но края всегда паутинистые). Розеточные листья продолговато- или округло-лопатчатые, оттянутые в черешок, примерно равный длине пластинки, слабо зубчатые, слабо городчатые или цельнокрайные, на верхушке тупые. Стеблевые листья узколопатчатые или ланцетные, сидячие, почти цельнокрайные. Венчик колокольчатый, до 1/3 разделенный на доли, (1.5) 2—3 см дл., сильно коротковолосисто опушенный. Зубцы и придатки чашечки с обеих сторон более или менее равномерно короткоопушенные, по краям паутинистые. Зубцы чашечки узкотреугольные, ланцетные или линейно-ланцетные, достигающие 1/3—1/2 длины венчика. Придатки чашечки ланцетные или яйцевидные, острые, в 1—2 раза длиннее ее трубки. Трубка чашечки ширококоническая, паутинисто опушенная. Цветоложе густоволосистое. Зубцы чашечки при плоде прижатые. Основание столбика утолщенное и остающееся при плоде в виде «клювика». Каудексы погруженные или полупогруженные . . . . 10. *C. radchensis* Charadze.

— Цветоносы 4—7 см выс., голые или редко опушенные. Листья с внутренней стороны опушенные редкими, обращенными вниз и прижатыми волосками, с наружной — голые. Розеточные листья лопатчатые, цельнокрайные, оттянутые в черешок, примерно равный длине пластинке. Стеблевых листьев 5—6, нижние узколопатчатые, с черешком, примерно равным длине пластинки, верхние линейные, сидячие. Венчик ширококолокольчатый, до 1/3 разделенный на доли, (1) 1.5—2 (2.5) см дл., голый или слабо опушенный. Зубцы чашечки снаружи голые, зеленые, изнутри пушистые, узкотреугольные или узкотреугольно-линейные, достигающие (1/4) 1/3 (1/2) длины венчика. Придатки чашечки с внутренней (обращенной к венчику) стороны паутинистые, с наружной (обращенной к трубке чашечки) — голые, ланцетные или узколанцетные, нитевидно оттянутые, в 1—2 раза длиннее ее трубки. Трубка чашечки ширококоническая, черноватая, голая или реже слегка опушенная. Цветоложе редково-

лосистое. Зубцы чашечки прижатые к плоду. Каудексы надземные или полупогруженные, сильно разветвленные, образующие подушки . . . . 11. *C. songutica* Amirchanov.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Оганесян М. Э. Обзор видов подрода *Scapiflorae* рода *Campanula* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 145—147.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 28 II 1994

УДК 582.975

А. Д. Михеев

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *VALERIANACEAE* ФЛОРЫ КАВКАЗА

A. D. MIKHEEV. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE FAMILY *VALERIANACEAE* FROM THE CAUCASIAN FLORA

Приведен список дикорастущих на Кавказе видов сем. *Valerianaceae* по системе, принятой во «Флоре СССР» (Грубов, 1958; Линчевский, 1958), с некоторыми изменениями. Географическое распространение указано по материалам Гербария БИН РАН (LE), гербария Пятигорского фармацевтического института, собственным сборам и литературным данным в соответствии с районированием, принятым для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991). Работы, в которых расширяется и уточняется распространение видов, приведены в списке литературы без ссылок в тексте. Название вида дано с цитированием первоисточника, приведением базионима и синонимики, если имеются расхождения с «Флорой СССР», «Flora Europaea», «Флорой Кавказа», «флорами» закавказских республик и сопредельных с Кавказом зарубежных стран (Flora of Turkey, Flora Iranica), а также с важнейшими монографиями. В синонимике дается только первоисточник синонима (базионима) без цитации флор, позже принявших данное название. Для всех видов приводится классическое местонахождение, а если вид описан с Кавказа или сопредельных территорий, то с цитацией этикетки типового материала и указанием места хранения, а при его недоступности автору — протолога классического местонахождения.

Valerianaceae Batsch
1. *Valeriana* L.
Subgen. 1. *Valeriana*

Sect. 1. *Tuberosae* (Hoeck) Grub.

1. *Valeriana tuberosa* L. 1753, Sp. Pl.: 33; Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 436 (excl. var. *eriophylla* et pl. transcauc.). — *V. bulbosa* Pall. 1771, Itin. 1 : 148.

Описан из Южной Европы.

ЗП; ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. Указан для ВП: В. Ставр., В. Тер.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Галушко, 1980 : 123).

Южн., Юго-Вост. (Балканы) и Вост. Европа; Средиз. (Тунис, Алжир); Сев. (Верх.-Тоб., Ирт.), Юго-Зап. (Турция, редко), Ср. Азия. 2n = 16.

2. *V. leucophaea* DC. 1830, Prodr. 4 : 641. — *V. bracteata* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 91. — *V. tuberosa* auct. non L.: Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 436, quoad. pl. armen. (Schuragel.).

Описан с Востока. Тип: «Armenia. Tournefort» (P).

ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг.; Т. Юго-Зап. Азия (вост. Турция, зап. Иран).

Sect. 2. *Valeriana.*

Subsect. 1. Alliariifoliae [Grub. 1958, Фл. СССР, 23 : 602, pro ser., descr. ross.] Mikheev, comb. et stat. nov. — Plantae perennes herbaceae rhizomatis robustis verticalibus, foliis integris rotundatis. Species Caucasiae necnon Asiae Minoris montano-pratensis. Subsectionis typus: *V. alliariifolia* Adams.

3. *V. alliariifolia* Adams, aggr.

3a. *V. alliariifolia* Adams, 1805 (III), in Weber fil. et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 44, emend. Troitzky, 1919, Вестн. Тифл. бот. сада, 13-14 : 92; Vahl, 1805 (X), Enum. Pl. 2 : 11. — *V. macrophylla* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 25.

Описан из Турции. Тип: «in Cappadocia. Tournefort» (P).

ЗП: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Нах., Занг.; Т. Указан для ЦК: В. Тер. (Галушко, 1980 : 123).

Средиз. (Греция); Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран, сев. Ирак). 2n = 16.

3b. *V. tiliifolia* Troitzky, 1919, Вестн. Тифл. бот. сада, 13-14 : 91. — *V. iristonica* E. Busch, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3 : 285. — *V. kluchorica* Kem.-Nath. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 80. — *V. alliariifolia* auct. non Troitzky: Richardson, 1972 : 552, p.p.

Описан из Центрального Закавказья. Лектотип (Михеев, h. l.): «Georgia. In faucibus ad stationem Sakotshavo inter Borzhom et Bakuriani. 27 V 1917. W. Kozlowsky» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ. Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Колаковский, 1961 : 456); ВЗ: Йорск.-Шек. (Капеллер, 1964 : 308). 2n = 16 (Seitz, 1969; Горбунов, 1979), ≈28 (Гагнидзе, Чхеидзе, 1974).

Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция).

Примечание. В. Е. Аветисян (1980 : 115), А. А. Колаковский (1986 : 89), I. Richardson (1972 : 552) считают необоснованным выделение *V. tiliifolia* Troitzky как особого вида. Однако вряд ли следует совершенно игнорировать приведенные Н. А. Троицким, а также Ю. Н. Горбуновым (1979) факты обособления этого таксона — фенологические, морфологические и экологические.

Subsect. 2. Alpestres [Grub. 1958, Фл. СССР, 23 : 607, pro ser., descr. ross.] Mikheev, comb. et stat. nov. — Plantae haud magnae, rhizomatis funiformibis plerumque ramificantibus, inflorescentiis corymboso-capitatis, foliis radicalibus integris ovatis superioribus ex parte laciniatis. Species Caucasiae montano-pratensis et alpinis. Subsectionis typus: *V. alpestris* Stev.

4. *V. alpestris* Stev. 1817, Mém. Soc. Nat. Moscou, 5 : 342, excl. var. — *V. alpina* Adams, 1805, in Weber fil. et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 45, non Vell. 1790. — *V. montana* auct. non L.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 25. — *V. capitata* auct. non Pall.: Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 435, quoad pl. cauc.

Описан из Грузии (Кайшаур?). Лектотип (В. И. Грубов, 4 VII 1963, in sched. herb. Cauc.): «Iberia. Steven» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан. Указан для ЗЗ: Рион.-Квир., Адж. (Колаковский, 1961 : 456); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Капеллер, 1964 : 308), Лори (Гроссгейм, 1934 : 45); ВЗ: Ширв. (Карягин, 1961 : 82), Занг. (Аветисян, 1980 : 119).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. и вост. Турция). 2n = 16.

5. *V. saxicola* C. A. Mey. 1931, Verzeichn. Pfl. Cauc.: 49. — *V. utkinii* Kapeller, 1947, Сообщ. АН ГрузССР, 8, 1-2 : 29.

Описан с Центрального Кавказа. Лектотип (В. И. Грубов, 4 XI 1950, in sched. herb. Cauc.): «In rupestribus alpini locis umbrosis subhumidis prope fl. Malka versus m. Elborus (alt. 7000 ped.). 11 Julii 1829. C. A. Meyer» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх. Указан для ЗЗ: Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1934 : 45).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, редко). 2n = 16.

6. *V. jelenevskyi* P. Smirn. 1946, Бюл. Моск. о-ва исп. прир., отд. биол. 51, 2 : 72. — *V. alpicola* Utkin ex Kapeller, 1947, Сообщ. АН ГрузССР, 8, 1-2 : 28.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «Reservatum Caucasicum Republicae Rossicae. Prope pag. Guseripl, non procul ab statione meteorologica Abago. In pineto calcareo ca. 1700 m s. m. 11 VII 1941. P. Smirnow» (MW).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

Subsect. 3. Sisymbriifoliae [Grub. 1958, Фл. СССР, 23 : 617, pro ser., descr. ross.] Mikheev, comb. et stat. nov. — Plantae rhizomatis robustis horizontalibus, radicalibus crassis fusiformibus vel funiformibus, caulibus cavis, foliis caulinis lyrato-pinnatis radicalibus saepius integris vel subintegris. Species Asiae austro-occidentalis et Europae austro-orientalis. Subsectionis typus: *V. sisymbriifolia* Vahl. — Ряд *Cardaminoides* Grub. 1958, Фл. СССР, 23 : 619.

7. *V. sisymbriifolia* Vahl, 1805, Enum. Pl. 2 : 7.

Описан с Востока (вероятно, из Армении). Тип: «in Oriente. Ex herbario Jussiaei» (P).

ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т. Указан для ЦЗ: Лори; ВЗ: Караб. (Гроссгейм, 1934 : 46); ЮЗ: Севан. (Аветисян, 1980 : 119). 2n = 16.

Юго-Зап. (вост. Турция, сев. Иран, сев. Ирак, Афганистан, зап. Пакистан), Ср. (Горн.-Туркм.) Азия.

Примечание. По мнению Ю. Н. Горбунова (1979), *V. sisymbriifolia* является наиболее древним из всех видов этого родства.

8. *V. eriophylla* (Ledeb.) Utkin, 1923, Бот. матер. Герб. Гл. бот. сада РСФСР, 4 : 124. — *V. tuberosa* var. *eriophylla* Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 436. — *V. phu* auct. non L.: Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 88; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 45, p. p.

Описан из Грузии. Тип: «Guria, m. Hirtscha. Nordmann» (LE!).

ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев. Указан для ЗЗ: Абх., Инг-Рион.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Капеллер, 1964 : 307).

Указания для районов Северного Кавказа (Гроссгейм, 1949; Сахокия, Хуцишвили, 1975; Танфильев, Кононов, 1987; Воробьева, Кононов, 1991), а возможно, и для Абх., и для Инг.-Рион. (Капеллер, 1964 : 307) сомнительны и, вероятно, относятся к *V. cardamines* Bieb. var. *hirsuta* Karjag. 2n = 48.

Горбунов (1979), определивший данное число хромосом у этого вида, обращает внимание на то, что и у западноевропейского *V. phu* L. 2n = 48, и предполагает (как и Карягин, 1950 : 23), что *V. eriophylla* является родоначальным видом для *V. phu*. Известно, что *V. phu* описан из Европы (Эльзас), но многие авторы считали (и считают) его там исключительно привнесенным еще в древнейшие времена как весьма ценное лекарственное растение и полагают, что его дикого сородича следует искать на Кавказе. Не исключено, что *V. eriophylla* и есть настоящий вид *V. phu*, а некоторые его несущественные морфологические отличия вполне объяснимы иными условиями обитания в Европе.

Эндемик.

9. *V. cardamines* Bieb., aggr.

9a. *V. cardamines* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 24, excl. syn. — *V. calcarea* Albov, 1894, Bull. Herb. Boiss. 2 : 452. — *V. chodatiana* Albov, 1894, loc. cit.: 452. — *V. sisymbriifolia* auct. non Vahl: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 46, p.p. — *V. phu* auct. non L.: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 45, p.p.

Описан из Азербайджана. Лектотип (Грубов, 1958 : 624): «Ex Caucaso Iberico. Exempl. seminiferum ex pr. Schirvan: circa Kurt-Bulak lectum [Bieberstein]» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (сев.); ВЗ: Ширв. Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич. (Карягин, 1961 : 85). Колаковский (1961 : 456), вероятно, ошибочно приводит этот вид для ЗЗ: Рион.-Квир., Адж. вместо *V. eriophylla*. 2n = 32.

Эндемик.

9b. *V. kassarica* Charadze et Kapeller, 1959, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 21 : 50.

Описан с Центрального Кавказа. Тип: «Северная Осетия, ущелье р. Ардон, на известняковых скалах по щебнистым склонам между сел. Калака и сел. Зарамаг против сел. Лисри. 10 VIII 1958. А. Харадзе, Л. Хинтибидзе, Н. Чолокашвили» (TBI).

ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

10. *V. daghestanica* Rupr. ex Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 87.

Описан из Дагестана. Лектотип (В. И. Грубов, 4 XI 1950, in sched. herb. Cauc.): «Djulti-Dagh, 1730—1780 hex. Ruprecht. 1860, 20 Jul.» (LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин. Указан для ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Аргун. (Грубов, 1958 : 625); ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв. (Карягин, 1961 : 85).

Эндемик.

Subsect. 4. *Valeriana*.

11. *V. officinalis* L., aggr.

11a. *V. armena* P. Smirn. 1946, Бюл. Моск. о-ва исп. прир., отд. биол. 51, 2 : 71. — *V. officinalis* auct. non L.: Грубов, 1958, Фл. СССР, 23 : 625, p.p.

Описан из Армении. Тип: «Armenia, lac. Goktscha vicinae. Prope pag. Airivank. In prato subalpino ad pedes vulcani Dshantapa, ca. 2200 m s. m. 14 VIII 1929. P. Smirnow» (MW).

ЮЗ: Севан.

Эндемик.

11b. *V. grossheimii* Worosch. 1953, Список семян Гл. бот. сада АН СССР, 8 : 12. — *V. armena* P. Smirn. subsp. *grossheimii* (Worosch.) Worosch. 1975, Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 98 : 41. — *V. officinalis* auct. non L.: Грубов, 1958, Фл. СССР, 23 : 625, p.p.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «Teberda, ad fl. B. Chatipara in frutices, ca. 1400 m s. m. 11 VII 1951. W. Woroschilov». (MHA).

ЗП; ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб. Указан для ВП: В. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 98); ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб.; ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 124), Инг.-Рион. (Капеллер, 1964 : 307), Адж. (Колаковский, 1961 : 456); ЦЗ: Лори; ЮЗ: Дар., Занг. (Аветисян, 1980 : 119).

Юго-Зап. Азия (Турция, зап. Иран). 2n = 28, 42.

Примечание. Видовая самостоятельность приведенных для Кавказа А. А. Гроссгеймом (1934 : 46) из того же родства *V. nitida* Kreyer, *V. provisa* Kreyer, *V. palustris* Kreyer отвергается монографом лекарственной валерианы В. Н. Ворошиловым (1975). Следует отметить, что расовый состав лекарственных валериан на Кавказе недостаточно изучен; необходимы популяционные исследования и интродукция, что даст возможность изучить изменчивость признаков в условиях культуры.

12. *V. colchica* Utkin, 1921, Бот. матер. Герб. Гл. бот. сада РСФСР, 2 : 160.

Описан с Западного Кавказа. Лектотип (Михеев, h. l.): «г. Аибга, около 3 балаганов. Выс. 6000 ф. 1916. И. Куприянов» (LE!).

ЗК; ЦК: Малк., В. Тер.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. Указан для ЗЗ: Рион.-Квир. (Колаковский, 1961 : 456), Адж. (Капеллер, 1964 : 307). 2n = 42.

Эндемик.

2. *Centranthus* DC.

1. *C. longiflorus* Stev. 1829, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 1 (VII): 272. — *Valeriana angustifolia* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 24, non *Centranthus angustifolius* DC. 1805.

Описан из Грузии. Лектотип (Михеев, h. l.): «ex Iberia. Tiflin [Bieberstein]» (LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Нах. Указан для ЗЗ: Абх. (редко, заносное) (Колаковский, 1986 : 88), Инг.-Рион., Адж.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб. (Гроссгейм, 1934 : 44); ЮЗ: Дар. (Аветисян, 1980 : 122).

Юго-Зап. Азия (Турция, Ливан); Юго-Вост. Европа (Болгария); Средиз. (Греция, Сев.-Зап. Африка).

3. *Valerianella* Mill.

Sect. 1. *Psilocoelae* DC.

1. *V. uncinata* (Bieb.) Dufr. 1811, Hist. Valer.: 60. — *Valeriana uncinata* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 26. — *V. pubescens* Germ. 1805, Bot. Zeit. (Regensb.), 4 : 360, non Merat, 1812. — *Valerianella pubescens* Krok. 1864, Vet. Akad. Handl. Stockh. 5, 1 : 48.

Описан из Крыма. Лектотип (Михеев, h. l.): «ex Tauria [Bieberstein]» (LE!).

ВК; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ЗП: Аз.-Куб. (с. Гулькевичи) (Косенко, 1970 : 369); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Карягин, 1961 : 68); ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1934 : 40); ЮЗ: Дар. (Аветисян, 1980 : 126).

Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан), Ср. (Горн.-Туркм., Сыр-Дар., Пам.-Ал.) Азия.

2. *V. oxyrrhyncha* Fisch. et Mey. 1837, Ind. Sem. Horti Petrop. 4 : 51. — *V. diodon* Boiss. 1843, Diagn. Pl. Or. ser. 1, 3 : 57. — *V. diplusodon* Boiss. 1849, Diagn. Pl. Or. ser. 1, 10 : 74.

Описан из Талыша. Лектотип (И. А. Линчевский, 1954, in sched. herb. Cauc.): «Caucasus, Tatuni, in glareosis. Hohenacker, N 2377» (LE!).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах.; Т. Указан для ВЗ: Ширв. (Гроссгейм, 1934 : 40), ЮЗ: Севан., Мегр.-Зан. (Аветисян, 1980 : 126).

Юго-Зап. (Турция, Иран, Сирия, Палестина, сев. Ирак, Афганистан, зап. Пакистан), Ср. (Кара-Кум., Горн.-Туркм., Аму-Дар., Сыр-Дар., Пам.-Ал., Тянь-Шан.) Азия.

Sect. 2. *Sclerocarpae* Boiss.

3. *V. sclerocarpa* Fisch. et Mey. 1835, Ind. Sem. Horti Petrop. 2 : 53.

Описан из Талыша. Лектотип (И. А. Линчевский, 1954, in sched. herb. Cauc.): «Caucasus. Tatuni, in glareosis. Hohenacker, N 2378» (LE!).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ЮЗ: Дар. (Аветисян, 1980 : 126).

Юго-Зап. (Иран, Афганистан), Ср. (Горн.-Туркм.) Азия.

4. *V. corniculata* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc.: 49.

Описан из Азербайджана. Тип: «In arvis prope Baku. 1830. C. A. Meyer» (LE!).

ВЗ: Ширв., Н. Кур.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Эндемик.

5. *V. cymbicarpa* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc.: 49. — *V. monodon* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 34.

Описан из Талыша. Тип: «In campsis aridis prope pagum Swant (alt. 670 hexap.), 1830. C. A. Meyer, N 4043» (LE!).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Ю. Караб.; Т. Указан для ВК (Ман.-Самур.?) (Гроссгейм, 1934 : 41); ЮЗ: Дар., Мегр.-Зан. (Аветисян, 1980 : 129).

Юго-Зап. (вост. Турция, Иран, Афганистан, зап. Пакистан), Ср. (Прибалх., Горн.-Туркм., Сыр-Дар., Пам.-Ал., Тянь-Шан.) Азия.

6. *V. plagiostephana* Fisch. et Mey. 1835, Ind. Sem. Horti Petrop. 2 : 52.

Описан из Талыша. Лектотип (И. А. Линчевский, 1954, in sched. herb. Cauc.): «Caucasus. Tatuni, in glareosis. Hohenacker, N 2379» (LE!).

ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ЮЗЗ: Месх. (Капеллер, 1964 : 305), Араг. (Аветисян, 1980 : 129).

Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. (Прибалх., Дж.-Тарб., Кыз.-Кум., Горн.-Туркм., Сыр-Дар., Пам.-Ал., Тянь-Шан.) Азия.

7. *V. szovitsiana* Fisch. et Mey. 1836, Ind. Sem. Horti Petrop. 3 : 48.

Описан из Ирана. Тип: «in collibus lapidosis circa Khoi. Prov. Azerbeidzhan. 11 V 1828, N 217» (LE!).

ЮЗ: Нах. Указан для ЮЗ: Ерев. (Тахтаджян, Федоров, 1972 : 213).

Юго-Зап. (Турция, Сирия, Палестина, Аравия, сев. Ирак, Иран, Афганистан, зап. Пакистан), Ср. (Прибалх., Кыз.-Кум., Кара-Кум., Горн.-Туркм., Аму-Дар., Сыр-Дар., Пам.-Ал., Тянь-Шан.), Южн. (Индия) Азия.

Sect. 3. *Valerianella*.

8. *V. locusta* (L.) Laterrade, 1821, Fl. Bordel. ed. 2: 93. — *Valeriana locusta* L. 1753, Sp. Pl.: 33, p.p., quoad var. *olitoria;* id. 1755, Fl. Suecica. ed. 2: 12. — *Valerianella olitoria* (L.) Pollich, 1776, Hist. Pl. Palat. 1 : 30. — *Valeriana olitoria* (L.) Willd. 1798, Sp. Pl.: 184.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо-Аргун., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Мегр.-Зан. Указан для ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Галушко, 1980 : 127); ЗЗ: Инг.-Рион. (Колаковский, 1961 : 457); ВЗ: Караб. (Гроссгейм, 1934 : 41); ЮЗЗ: Месх. (Капеллер, 1964 : 306).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция); Сев. и Южн. Америка (заносное).

9. *V. costata* (Stev.) Betcke, 1826, Animadv. Bot. Valer.: 11. — *Fedia costata* Stev. 1817, Mém. Soc. Nat. Moscou, 5 : 344.

Описан из Крыма: «in vineis vallis Sudak». Лектотип (Михеев, h. l.): «Tauria, 1812. Steven» (LE!).

Указан для ЗП: Аз.-Куб. (Таманский п-ов) (Косенко, 1970 : 370).

Юго-Вост. Европа (Молдавия, Причерн., Крым); Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 4. *Siphonocoelae* Soy.-Willem.

10. *V. dentata* (L.) Poll. 1776, Hist. Pl. Palat. 1 : 30. — *Valeriana locusta* var. *dentata* L. 1753, Sp. Pl.: 34, p.p.

Описан из Южной Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Галушко, 1980 : 127); ЦЗ: Лори; ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1934 : 42).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, сев. Ирак, Иран, зап. Пакистан), Южн. (Индия: Читрал) Азия.

11. *V. muricata* (Stev. ex Bieb.) J. W. Loudon, 1850, in Loudon, Hort. Brit. ed. 4, Suppl.: 654 (non vidi, cit. ex Ernet, Richardson, 1976 : 51). — *Fedia muricata* Stev. ex Bieb in Roem. et Schult. 1817, Syst. Veg. 1 : 366. — *F. eriocarpa* Stev. 1817, Mém. Soc. Nat. Moscou, 5 : 349, non *Valerianella eriocarpa* Desv. 1809. — *Valerianella truncata* (Reichenb.) Betcke, 1826, Animadv. Bot. Valer.: 22. — *V. truncata* var. *muricata* (Stev. ex Bieb.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 105.

Описан из Крыма. Лектотип (Михеев, h. l.): «Tauria, 1812. Steven» (LE!).

ВП: Аз.-Куб. (Тамань); ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан. Указан для ВП: В. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 98); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Гроссгейм, 1934 : 42).

Юго-Вост. Европа (Крым); Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Палестина, Иран, сев. Ирак, зап. Пакистан), Ср. (Горн.-Туркм., Сыр-Дар., Пам.-Ал. (юго-зап.)), Южн. (Индия: Читрал, Кашмир) Азия.

Примечание. Возможно, это растение представляет собой лишь подвид *V. eriocarpa* Desv.

Sect. 5. *Platycoelae* DC.

12. *V. carinata* Loisel. 1810, Not. Fl. Fr.: 149. — *Fedia carinata* (Loisel.) Stev. 1817, Mém. Soc. Nat. Moscou, 5 : 346.

Описан из Франции.

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ассо-Аргун., В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Ю. Караб.; Т. Указан для ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 125), Абх., Инг.-Рион. (Колаковский, 1961 : 457); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Карягин, 1961 : 73); ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан. (Аветисян, 1980 : 133).

Атл., Центр., Южн., Вост. (южн. часть), Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Иран, сев. Ирак); Южн. Америка (заносное).

13. *V. turgida* (Stev.) Betcke, 1826, Animadv. Bot. Valer.: 14. — *Fedia turgida* Stev. 1817, Mém. Soc. Nat. Moscou, 5 : 345.

Описан из Крыма. Лектотип (Михеев, h. l.): «Sympheropol, 1812. Steven» (LE!).

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ассо-Аргун., В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд. Указан для ЗП: З. Ставр.; ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул. (Галушко, 1980 : 126); ЗЗ: Рион.-Квир. (Колаковский, 1961 : 457).

Юго-Вост. Европа (Причерн., Крым); Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

14. *V. rimosa* Bast. 1814, in Desv. Journ. Bot. Appl. 3 : 20. — *V. auricula* DC. 1815, in DC. et Lam. Fl. Fr. 5 : 492. — *V. bessarabica* Lipsky, 1894, Тр. Петерб. бот. сада, 13 : 305. — *Valeriana locusta* var. *dentata* L. 1753, Sp. Pl.: 34, p.p. — *Valerianella dentata* auct. non Pall.: Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 432.

Описан из Франции.

ЗП; ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум.; ВК: Асс.-Аргун., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб. Указан для ВП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер. (Галушко, 1980 : 127); ВК: Кубин. (Карягин, 1961 : 74); СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Галушко, 1980 : 127); ЗЗ: Рион.-Квир. (Колаковский, 1961 : 457); ЦЗ: Лори (Аветисян, 1980 : 133); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Карягин, 1961 : 74).

Атл., Сев. (зап.), Центр., Южн., Вост. (юго-зап.), Юго-Вост. (Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

15. *V. ambliotis* Fisch. et Mey. in Hohen. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11 : 263. — *V. lipskyi* Lincz. 1958, Фл. СССР, 23 : 739.

Описан из Талыша. Тип: «Caucasus. Tatuni. Hohenacker, N 2700» (LE!).

ВК: Кубин.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ВЗ: Ширв. (Гроссгейм, 1934 : 43), Иорск.-Шек. (Карягин, 1961 : 74); ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан. (Аветисян, 1980 : 133).

Юго-Зап. (вост. Турция, сев. Иран), Ср. (Горн.-Туркм.) Азия.

16. *V. platycarpa* Trautv. 1886, Тр. Петерб. бот. сада, 9 : 455.

Описан из Туркмении.

ВЗ: Иорск.-Шек., Н. Кур. Указан для ВЗ: Ширв. (Карягин, 1961 : 75).

Юго-Зап. (Иран), Ср. (Горн.-Туркм.) Азия.

17. *V. pumila* (L.) DC. 1805, in Lam. et DC. Fl. Fr. 4 : 242. — *Valeriana locusta* var. *pumila* L. 1767, Syst. Nat. ed. 12, 2 : 73. — *Valerianella tridentata* (Stev.) Krok. 1864, Vet. Akad. Handl. Stockh. 5, 1 : 73. — *Fedia tridentata* Stev. 1809, Mém. Soc. Nat. Moscou, 2 : 178.

Описан из Южной Европы.

ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ЦК: В. Кум.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Мегр.-Зан. Указан для ЗП: Аз.-Куб. (Галушко, 1980 : 127), З. Ставр.; ВП: В. Ставр. (Гроссгейм, 1934 : 43); ЦК: В. Тер. (Галушко, 1980 : 127); ВЗ: Иорск.-Шек. (Карягин, 1961 : 76).

Центр., Южн., Юго-Вост. (Крым, Молдавия, Причерн.) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, сев. Ирак, Палестина, Иран), Ср. (Горн.-Туркм.) Азия.

Sect. 6. *Bivalvae* Lipsky («*Bivalves*»).

18. *V. pontica* Lipsky, 1892, Унив. изв. (Киев), 32, 12, прибавл. 2 (Index seminum): 11. — *V. bulgarica* Velen. 1893, Sitzungsb. Böhm. Ges.. Wiss. 37 : 33.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «Кубан. обл. Анапа. 1 V 1892. В. Липский» (LE!).

ЗК: Адаг.-Пшиш.; СЗЗ: Анап.-Гел.

Юго-Вост. Европа (южн. Болгария, вост. Крым).

Sect. 7. *Coronatae* Boiss.

19. *V. coronata* (L.) DC. 1805, in Lam. et DC. Fl. Fr. 4 : 241. — *Valeriana locusta* var. *coronata* L. 1953. Sp. Pl.: 34.

Описан из Португалии.

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ; Т. Указан для ЗП: Аз.-Куб. (Галушко, 1980 : 125), З. Ставр.; ВП: В. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 98), Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ЗК: Бело-Лаб. (Армавир) (Косенко, 1970 : 369); ВК: В. Сулак.,

Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Галушко, 1980 : 125); ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1934 : 40).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. (Молдавия, Причерн., Крым), Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср. (Горн.-Туркм., Пам.-Ал., Тянь-Шан. (зап.)) Азия; Сев. Америка (заносное).

20. *V. kotschyi* Boiss. 1843, Diagn. Pl. Or. ser. 1, 3 : 60.

Описан из Сирии.

ЮЗ: Дар. (Единственный сбор в LE: «Ехегнадзорский р-н, Чива × Арени. 6 VI 1977. Н. Габриэлян, С. Мнацаканян»).

Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Палестина, сев. Ирак, Иран).

Примечание. И. А. Линчевский (1958, 1978) ошибочно считал этот вид свойственным также Крыму и Причерноморью. Весь материал из этих районов, а также и с Кавказа в LE, определенный им как *V. kotschyi*, на самом деле относится к *V. lasiocarpa* (Stev.) Betcke. Эту ошибку повторяет и не известный нам автор обработки рода в «Определителе высших растений Украины» (1987). На правильных позициях в этом вопросе, на мой взгляд, стоят M. Coode и V. Mattews (1972), а также В. Е. Аветисян (1980).

21. *V. lasiocarpa* (Stev.) Betcke, 1826, Animadv. Bot. Valer.: 26. — *Fedia lasiocarpa* Stev. 1817, Mém. Soc. Nat. Moscou, 5 : 350.

Описан по материалам из Южного Крыма и с Восточного Кавказа. Лектотип (Михеев, h. l.): «Tauria, 1812. Steven» (LE!).

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Кум.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Аргун., В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ; ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб. Указан для ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр. (Галушко, 1980 : 127); ЮЗЗ: Месх. (Капеллер, 1964 : 305).

Юго-Вост. Европа (Молдавия, Причерн., Крым); Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Ирак, Иран).

22. *V. leiocarpa* (C. Koch) O. Kuntze, 1887, Тр. Петерб. бот. сада, 10 : 195. — *Dufresnia leiocarpa* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 34. — *V. dufresnia* Bunge ex Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 109. — *Dufresnia orientalis* DC. 1830, Prodr. 4 : 625, non *Valerianella orientalis* (Schlecht.) Boiss. et Buhse, 1856.

Описан из Армении. («Inter segetes Armeniae»).

ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан.; Т. Указан для ВЗ: Иорск.-Шек. (Карягин, 1961 : 77); ЮЗ: Дар. (Аветисян, 1980 : 135).

Юго-Зап. (Турция, Сирия, Палестина, сев. Ирак, Иран, зап. Пакистан, Афганистан), Ср. (Кыз.-Кум. (южн.), Кара-Кум., Горн.-Туркм., Аму-Дар., Сыр-Дар., Пам.-Ал.) Азия.

4. *Pseudobetckea* (Hoeck) Lincz.

1. *P. caucasica* (Boiss.) Lincz. 1958, Фл. СССР, 23 : 740. — *Betckea caucasica* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 94. — *Valerianella caucasica* (Boiss.) Hoeck, 1891, in Engler end Prantl, Pflanzenfam. 4, 4 : 177.

Описан из Дагестана. Лектотип (Ан. А. Федоров, 1952, in sched. herb. Cauc.): «inter Aknada et Ratlu Achwach 1590—1608 hex. 13 Julia 1861. Ruprecht» (LE!).

ВК: Ассо-Аргун., В. Сулак., Ман.-Самур.

Эндемик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Сем. *Valerianaceae* — Валериановые // Флора Армении. Ереван, 1980. Т. 7. С. 112—135.

Воробьева Ф. М., Кононов В. Н. Флора Тебердинского заповедника (сосудистые растения). Ставрополь, 1991. 142 с. (Тр. Тебердинского заповедника. Вып. 13).

Ворошилов В. Н. Оффицинальные виды валерианы в СССР // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1975. Вып. 98. С. 39—49.

Гагнидзе Р. И., Чхеидзе П. Б. Числа хромосом некоторых видов флоры Кавказа // Сообщ. АН ГССР. 1974. Т. 79. № 2. С. 433—435.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. (Определитель). Т. 3. Ростов-на-Дону, 1980. 328 с.

Горбунов Ю. Н. О биоморфологии некоторых кавказских видов валериан в связи с их интродукцией // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1979. Вып. 113. С. 26—33.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. Баку, 1934. 344 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Грубов В. И. Род Валериана (Маун) — *Valeriana* L. // Флора СССР. М.—Л., 1958. Т. 23. С. 594—640.

Ильинская И. А. Род Кентрантус — *Kentranthus* Neck. // Флора СССР. М.—Л., 1958. Т. 23. С. 640—642.

Капеллер О. А. Семейство *Valerianaceae* DC. // Опеределитель растений Грузии. Тбилиси, 1964. Т. 1. С. 304—308.

Карягин И. И. О некоторых кавказских видах рода *Valeriana* L. // Тр. Ин-та ботаники АН АзССР. 1950. Т. 15. С. 10—27.

Карягин И. И. Сем. *Valerianaceae* DC. — Валериановые // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 64—86.

Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 460 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Т. 4. Тбилиси, 1986. 462 с.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

Линчевский И. А. Род Валерианелла — *Valerianella* Mill. и род Ложнобецкея — *Pseudobetckea* (Hoeck) Lincz. // Флора СССР. М.—Л., 1958. Т. 23. С. 642—682, 740.

Линчевский И. А. Род Валерианелла — *Valerianella* Mill. // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 24—30.

Меницкий Ю. А. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. 548 с.

Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект высших растений Хеви (Казбегского района ГрузССР). Тбилиси, 1975. 206 с.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972. 394 с.

Coode M. J. E., Matthews V. A. Valerianella Mill. // Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1972. Vol. 4. P. 559—581.

Ernet D., Richardson I. B. K. Valerianella Mill. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 48—52.

Nasir Y. Valerianaceae // Flora of West Pakistan. Rawalpindi, 1976. N 101. P. 1—22.

Ockendon D. J. Valeriana L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 52—55.

Rechinger K. H. Valerianaceae // Flora Iranica. Austria, Graz, 1969. Lfg. 62. S. 1—24.

Richardson I. B. K. Valeriana L., *Centranthus* DC. // Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1972. P. 551—559.

Seitz W. Zytotaxonomische Studien an Valerianaceen. 1 // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1969 (1970). Bd 82. H. 10/11. S. 651—655.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 III 1994

УДК 582.998 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 6

Н. Н. Цвелев

НОВЫЙ ВИД РОДА *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) С КАВКАЗА

N. N. TSVELEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) FROM THE CAUCASUS

Описывается новый вид — *Taraxacum klopotovii* (sect. *Orientalia*) из Кавказского государственного заповедника, с горы Большой Бамбак.

Среди материалов Кубанской экспедиции 1906 г. В. И. Воробьева и Б. Н. Клопотова наше внимание привлекли довольно многочисленные сборы Клопотовым 2 видов одуванчика (*Taraxacum* Wigg.) с горы Большой Бамбак, которые имели довольно сходные по строению корзинки, но различные по форме листья. Один из них с цельными, более или менее зубчатыми листьями, по-видимому, принадлежит к недавно описанному виду секции *Porphyrantha* Schischk., по гладким в большей своей части семянкам уклоняющемуся к секции *Orientalia* Hand.-Mazz. — *T. haemanthum* Kirschn. et Štěp. (1993 : 311, fig. 4), который указывается его авторами и для горы Большой Бамбак. Единственное заметное отличие наших экземпляров от описания и рисунка этого вида — голые, а не почти голые (с рассеянными волосками) ножки корзинок, что, по-видимому, не так уж существенно.

Другой вид имеет перистораздельные листья и очень сходен по облику с видами из родства *T. porphyranthum* Boiss., имеющими такие же листья. Однако не вполне зрелые семянки этого вида существенно отличаются от семянок *T. porphyranthum* s. l. постепенным переходом их расширенной части в пирамидку, а затем в носик и почти гладкими (с немногими шипиками в верхней части), отчасти даже совсем гладкими семянками. В этом отношении он явно более близок к видам секции *Orientalia*, один вид которой с цельными листьями и светло-желтыми цветками — *T. stevenii* (Spreng.) DC. — обычен в высокогорьях Кавказа. Мы считаем возможным описать упомянутый выше вид в качестве нового, назвав его в честь коллектора Б. Н. Клопотова.

Taraxacum klopotovii Tzvel. sp. nov. (sect. *Orientalia* Hand.-Mazz.). — Planta 5—10 (15) cm alta, radice sat crassa. Folia 4—10 cm lg., glabra, ambitu oblanceolata, pinnatifida, lobis lateralibus ab utroque latere 2—4, saepe parum retrorsis, acutiusculis, vulgo integerrimis, lobo terminali vulgo triangulato, lateralibus vix majore. Scapi glabri. Calathidia 25—35 (40) mm in diam. Involucra atro-viridia; phylla exteriora a ovatis ad late lanceolata, adpressa, interioribus latiora et subduplo breviora, vix albomarginata, nonnulla sub apice breviter corniculata vel callosa. Flores luteo-albi, vix roseo tincti. Stigmata nigrescentia. Antherae paulum polliniferae. Achenia pallide fusca, parte dilatata 3.5—3.7 mm lg. (immatura), prope apicem vix muriculata, in pyramidem 0.6—0.7 mm lg. sat sensim abeuntia; pappus albus, 5.5—6 mm lg.

Typus: «Caucasus occidentalis, expeditio Cubanensis anno 1906, mons Bambak Major, regio alpina ca. 8000′, in locis humidis prope rivulos et maculas nivis, 16 VII 1906, B. Klopotov» (LE, cum 2 isotypis).

Affinitas. A specie *T. stevenii* (Spreng.) DC. foliis angustioribus pinnatifidis, a speciebus sectionis *Porphyrantha* Schischk. acheniis vix muriculatis in pyramidem sensim abeuntibus differt.

Растение 5—10 (15) см выс., с довольно толстым корнем. Листья 4—10 см дл., голые, в очертании обратноланцетные, перистораздельные, с боковыми долями по 2—4 с каждой стороны, часто немного отклоненными к основанию листа, островатыми, обычно цельнокрайными, с обычно треугольной конечной долей едва крупнее боковых. Ножки корзинок голые. Корзинки 25—35 (40) мм в диам. Обертки черно-зеленые; наружные листочки их от яйцевидных до

широколанцетных, прилегающие к внутренним, шире и почти вдвое короче их, по краю с очень узкой беловатой каймой, некоторые под верхушкой с короткими рожками или конусовидными бугорками. Цветки желто-белые, немного розоватые. Рыльца черноватые. Пыльники с небольшим количеством пыльцы. Семянки бледно-коричневые, с расширенной частью 3.5—3.7 мм дл. (незрелые), близ верхушки с немногими бугорковидными шипиками, довольно постепенно переходящей в пирамидку 0.6—0.7 мм дл., паппус белый, 5.5—6 мм дл.

Тип: «Западный Кавказ, Кубанская экспедиция 1906 г., гора Большой Бамбак, альпийский пояс около 8000′, на влажных местах возле ручьев и пятен снега, 16 VII 1906, Б. Клопотов» (LE, с 2 изотипами).

Родство. Отличается от *T. stevenii* более узкими, перистораздельными листьями, а от видов секции *Porphyrantha* — едва шероховатыми в верхней части и постепенно переходящими в пирамидку семянками.

Границы между секциями в роде *Taraxacum* очень неопределенны вследствие широкого распространения межсекционной гибридизации (Цвелев, Жукова, 1986). Поэтому близкие секции *Orientalia* и *Porphyrantha* очень нуждаются в уточнении своих границ, а, возможно, даже заслуживают объединения. В близкой к ним секции *Arctica* Dahlst. имеются как виды с почти гладкими и постепенно переходящими в пирамидку семянками, так и виды с семянками, почти по всей поверхности бугорчато-шиповатыми и довольно внезапно переходящими в пирамидку (например, *T. phymatocarpum* Vahl). Виды секции *Arctica* гибридизируют с видами секции *Ceratophora* Dahlst. и дают при этом ряд промежуточных по признакам видов, часть которых (например, *T. varioviolaceum* Khokhr.) очень сходна с видами секции *Porphyrantha.* J. Kirschner и J. Štěpánek (1993 : 301) предполагают, что секция *Porphyrantha* является гибридной, с чем нельзя не согласиться. Предками ее могли быть виды из родства *T. stevenii* и *T. confusum* Schischk., а может быть, и виды секции *Arctica*, когда-то обитавшие в высокогорьях Кавказа, но затем полностью «поглощенные» в результате гибридизации с видами других секций. Мы считаем (Цвелев, Жукова, 1986), что в роде *Taraxacum* результатом отдаленной гибридизации является не только постепенный переход к облигатному апомиксису при полном отсутствии пыльцы в пыльниках, но и переход от более примитивных, желтоцветковых видов к видам с желто-белой, беловатой и розовой окраской цветков.

Так как работа Kirschner и Štěpánek не всем доступна, стоит отметить, что эти авторы считают секцию *Porphyrantha* эндемичной для Кавказа и принимают в ней 7 видов, из которых 4 имеют перистораздельные листья: *T. porphyranthum* s. str., *T. pseudoporphyranthum* Kirschn. et Štěp. (1993 : 307, fig. 2), *T. vepallidum* Kirschn. et Štěp. (1993 : 309, fig. 3) и *T. extinctum* Kirschn. et Štěp. (1993 : 316, fig. 6), а 3 — цельные, более или менее зубчатые листья: *T. haemanthum, T. ignivomum* Kirschn. et Štěp. (1993 : 314, fig. 5) и *T. deminutum* Kirschn. et Štěp. (1993 : 319, fig. 7).

Из этих видов *T. vepallidum* и *T. deminutum*, описанные из окр. горы Эльбрус, отличаются от других видов бледно-желтыми цветками (у первого из них даже лиловатая полоска на нижней стороне краевых язычков еле заметна). Для других видов характерны цветки розоватых, лиловатых или оранжевых тонов, отмечаемых и у наиболее широко распространенного почти по всему Большому Кавказу вида *T. porphyranthum* s. str. Очень близкий к последнему *T. pseudoporphyranthum* (окр. горы Казбек; Тебердинский заповедник) отличается от него более узкими (1.5—3, а не 3.5—4.5 мм шир.) наружными листочками обертки и частым присутствием на листьях промежуточных зубцов или долек. Для более редкого (только окр. горы Казбек) *T. extinctum* характерны листья с ширококрылатыми черешками и более широкими боковыми долями, частое присутствие рожек на листочках обертки и розова-

то-оранжевая окраска цветков. Из цельнолистных видов *T. haemanthum* (окр. горы Казбек; Кавказский заповедник; ледник Безенги; верховья р. Уруп) отличается от *T. ignivomum* (окр. горы Казбек; ледник Безенги) в большей своей части гладкими, бледно-коричневыми (а не красно-коричневыми) семянками, не одноцветно черно-зелеными наружными листочками обертки и желтоватым (а не белым) паппусом. Отметим также, что для *T. porphyranthum*, *T. vepallidum* и *T. ignivomum* приводятся совершенно голые ножки корзинок, а у остальных 4 видов они почти голые (с рассеянными курчавыми волосками). В последнем случае обычно и рожки на листочках обертки более развиты, что также свидетельствует о вероятном происхождении этих 4 видов в результате интрогрессивной гибридизации с *T. confusum* s. l.

На Кавказе, несомненно, имеется еще много неописанных видов одуванчика из разных секций. Более 30 из них уже описаны в настоящее время (Soest, 1966; Doll, 1976a, b, 1977) главным образом из Закавказья, однако среди них нет видов, близких к вышеописанному. К сожалению, значительная часть обширных материалов по *Taraxacum*, хранящихся в Гербарии Ботанического института РАН, находится в очень плохом состоянии (корзинки повреждены насекомыми), и точное определение их невозможно. Совершенно необходимо при сборе видов этого рода записывать окраску их цветков в живом состоянии, а также иметь, кроме цветущих корзинок, хотя бы одну корзинку с семянками (можно не вполне зрелыми).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелев Н. Н., Жукова П. Г. Кариосистематическое изучение одуванчиков (*Taraxacum*, *Asteraceae*) Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1621—1628.

Doll R. Neue *Taraxacum*-Arten des Kaukasus // Feddes Repert. 1976a. Bd 87. H. 5. S. 319—324.

Doll R. Zur Kenntnis der *Taraxacum*-Flora des Kaukasus // Feddes Repert. 1976b. Bd 87. H. 7-8. S. 449—478.

Doll R. Neue *Taraxacum*-Sippen aus dem Kaukasus // Feddes Repert. 1977. Bd 88. H. 4. S. 257—264.

Kirschner J., Štěpánek J. The genus *Taraxacum* in the Caucasus. 1. Introduction. 2. The section *Porphyrantha* // Folia Geobot. Phytotax. (Praha). 1993. Vol. 28. N 3. P. 295—320.

Soest J. L. van. New species of *Taraxacum* from Asia. I // Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. 1966. Vol. 69. N 3. P. 364—388.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 II 1994

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.4 : 582.252

М. С. Селина, Г. В. Коновалова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ *DINOPHYTA* ИЗ ЯПОНСКОГО МОРЯ

M. S. SELINA, G. V. KONOVALOVA. NEW AND RARE SPECIES OF THE *DINOPHYTA* FROM SEA OF JAPAN

Приведены морфологическое описание и некоторые данные по экологии 5 видов динофитовых водорослей из залива Петра Великого (в Японском море). Из них *Pseliodinium vaubanii* и *Thecadinium kofoidii* впервые отмечены в морях России, *Torodinium robustum* и *Polykrikos kofoidii* — в северо-западной части Японского моря.

При многолетних круглогодичных исследованиях фитопланктона в разных районах залива Петра Великого (в Амурском и Уссурийском заливах, а также в заливах Восток и Находка) был обнаружен ряд видов динофитовых водорослей, новых для морей России и Японского моря. В настоящей статье приводятся краткое описание некоторых из них и экологические данные. 2 вида являются новыми для морей России и 2 — для северо-западной части Японского моря. Виды (за исключением *Thecadinium kofoidii*) расположены по системе A. Sournia (1986).

Класс *Dinophyceae* West. Fritsch

Порядок *Gymnodiniales* Lemm.

Сем. *Gymnodiaceae Lankester*

Gymnodinium breve Davis, 1948, Bot. Gaz. 109 : 359. — *Ptychodiscus brevis* (Davis) Steidinger, 1979, Toxic dinofl. blooms: 440—441. (См. таблицу-вклейку, *1—3*).

Клетки сжатые дорсивентрально, при апикальном положении выпуклые со спины и вогнутые с брюшка, 17.5—22.5 мкм дл., 22.5—42.5 мкм шир. В некоторых случаях, возможно в период размножения, ширина клетки превосходит длину почти в 2 раза (см. таблицу, *2*). Такие клетки ранее были обнаружены у берегов Японии (Iizuka, 1975) и названы клетками butterfly-типа. Эпикон [1] ширококонический, с более или менее отчетливо выступающим коническим апексом, через который с брюшной стороны на спинную проходит желобок. Поясок почти экваториальный, глубокий, нисходящий. Его концы смещены относительно друг друга на 1—2 ширины пояса. Гипокон чашевидный. Борозда простирается от середины эпитеки до антапекса и разделяет гипокон

[1] Часть клетки «голых» жгутиковых, которая находится выше пояска, называется эпиконом, а ниже пояска — гипоконом, у текальных клеток эти части называются соответственно эпитекой и гипотекой (Dodge, 1985).

на 2 слегка асимметричные лопасти. Ядро овальной формы, располагается в левой нижней части клетки. Хлоропласты овальные, по 10—20 шт. в клетке.

Распространен в Северном и Средиземном морях, в Мексиканском заливе, Гольфстриме, у берегов Испании и Японии (Steidinger et al., 1989). Нередко образует токсичные «красные приливы» у побережий Флориды и Японии, сопровождающиеся гибелью рыбы и ракообразных (Cummins et al., 1971; Takayama, 1990), так как продуцирует нейро- и ихтиотоксины (Steidinger, 1983). В северо-западной части Японского моря впервые отмечен в 1987 г. во время красного прилива, вызванного цветением *Chattonella* sp. (Симакова и др., 1990).

В заливе Петра Великого наблюдался повсеместно с августа по октябрь при температуре 14.0—22.2 °C. Плотность популяции, как правило, низкая (менее 10^3 кл./л). Максимальные значения ($3.5 \cdot 10^3$ кл./л) отмечались в октябре в Амурском заливе ($t = 14$ °C, $S = 28$—29 ‰). Следует сказать, что клетки butterfly-типа отмечались только в открытой, наиболее чистой части залива.

Pseliodinium vaubanii Sournia, 1972, Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr. 10, 2 : 155. (См. таблицу, *4, 5*).

Клетки одиночные, в форме браслета. Эпикон и гипокон симметричные, конусовидные, с более или менее округлыми боками, каждый из которых имеет длинный изогнутый вырост; один из выростов на конце закруглен, а другой заострен. Длина клетки вместе с выростами (измеренная по окружности) 80—170 мкм, без учета выростов — 25—40 мкм. Диаметр клетки в области пояска 27.5—35.0 мкм. Длина выростов у маленьких клеток составляет 25—30 мкм, у больших — 50—70 мкм. Поясок экваториальный, более или менее вдавленный, довольно широкий. Борозда неясная. Оболочка очень тонкая, без орнаментации и табулирования, видимых в оптический микроскоп. Хлоропласты (?) мелкие, многочисленные, в виде гранул зеленоватого цвета.

Отличается от описанных Sournia (1972) отсутствием явного утолщения на концах выростов.

Вид исключительно морской, известен из Мозамбикского пролива, Средиземного моря, у побережья Бразилии (Sournia, 1986).

Встречается в Амурском заливе в незначительном количестве, не более 10 кл./л, со второй половины сентября до конца октября при температуре 11.4—20.1 °C и солености воды 30—34 ‰.

Для морей России указывается впервые.

Примечание. Вид, как и род, является, на наш взгляд, сомнительным, так как описан автором (Sournia, 1972) по фиксированному материалу, что делать для беспанцирных динофлагеллят весьма рискованно. Организм, несомненно, близок к некоторым представителям рода *Gyrodinium* (*Gymnodinium*), имеющим удлинения апикальной и антапикальной частей клетки, а также загиб выростов на брюшную сторону в экстремальных условиях обитания (см., например, *Gyrodinium falcatum* Kof. et Sw.) (Kofoid, Swezy, 1921). Поэтому вопрос о подвижности этих выростов, как его ставит Sournia (1986), вряд ли обоснован. К сожалению, нам также не удалось пока исследовать клетки в живом виде и наблюдать жгутики. Однако мы надеемся, что они будут обнаружены при дальнейших исследованиях, так как очевидно, что организм подвижен.

Torodinium robustum Kof. et Sw. 1921, Mem. Univ. Calif. 5 : 391. — *Gymnodinium teredo* Schutt, 1895, Ergebnisse der Plankton, 4 : 23. (См. таблицу, *6*).

Клетки веретенообразные (47.5—70 мкм дл., 15—22.5 мкм шир.), длина превосходит ширину в 2.2—3.3 раза. Эпикон составляет 88—91 % от общей длины клетки. Гипокон очень маленький, конусовидный, заметно уже эпикона. Поясок образует левозавитую спираль. Борозда начинается около апекса, делает почти полную петлю вокруг клетки, доходит до пояска и резко изгибается обратно в сторону апекса.

Известен из Северного моря, Атлантического и Тихого океанов (Elbrachter, 1979; Estrada, 1984; Dodge, 1985).

В заливе Петра Великого встречается со второй половины августа до начала декабря при температуре 1—21 °С в незначительном количестве. Единичные клетки отмечены в январе ($t = 0.4$ °С).

Сем. *Polykrikaceae* Kof. et Sw.

Polykrikos kofoidii Chatton, 1914, Arch. Zool. Exper. Gener. *54* : 161. — *P. schwarzi* Kofoid, 1907, Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 50 : 291. (См. таблицу, *7—9*).

Организм колониальный, состоит из 2—8 клеток (20—30 мкм дл., 30—40 мкм шир.), сходных с клетками рода *Gymnodinium* и отделенных друг от друга сужением. Общая длина колонии 45—90 мкм, размеры клеток могут варьировать в одной колонии. Каждая клетка имеет поперечный и продольный жгуты. Эпикон гладкий, у первой клетки колонии округло-конусовидный. Гипокон ребристый, у последней клетки колонии уплощенный, с небольшой вмятиной в центре. Поясок глубокий, нисходящий, его концы смещены друг относительно друга на 1—2 ширины. Борозда проходит от середины эпикона передней клетки до антапекса. Колонии, исследуемые нами, состояли в основном из 4, реже из 2 клеток, имели 1—2 ядра, 4—8 нематоцистов. Организм очень подвижен, при обычной фиксации значительно деформируется.

Обнаружен в Тихом океане, у берегов Японии, Великобритании (Dodge, 1985). Его цисты найдены также в осадках у восточных берегов Японского моря (Fukyuo, 1982).

В заливе Петра Великого встречается с августа по октябрь при температуре 17—22 °С. Максимальная плотность популяции (3500 кл./л) отмечена в октябре в Амурском заливе.

Порядок *Peridiniales* Hack

Сем. *Thecadiniaceae* Balech

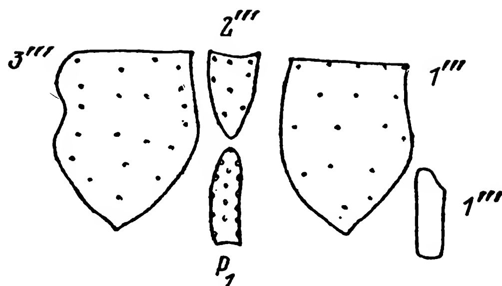
Thecadinium kofoidii (Herdman) Shiller,[21] 1933, Rabenhortst's Kryptogamenflora, 10 : 51. — *Amphidinium kofoidii* var. *petasatum* Herdman, 1922, II Trans. Liverpool. Biol. Soc. 36 : 26. — *Phalacroma kofoidii* Herdman, 1923, III Trans. Liverpool. Biol. Soc. 37 : 60. — *Thecadinium petasatum* Kofoid et Skogsberg, 1928, Mem. Mus. comp. Zool. Harv. 51 : 32. (См. таблицу, *10—12*; рисунок).

Клетки сжатые с боков, при боковом положении овальные, 27.5—33 мкм дл., при боковом положении 22.5—26 мкм шир. Эпитека сильно редуцированная, по величине не более 1/5 части клетки, уплощенная, округлая со спинной стороны и треугольная с брюшной, ребристая. Имеет, по-видимому, 4 предпоясковые пластинки и апикальный гребень (см. таблицу, *11*). Поясок сдвинут к передней части клетки, довольно широкий и глубокий, почти V-образный, т. е. бóльшая часть его проходит на брюшной стороне. Борозда, сужаясь в нижней половине клетки, доходит до антапекса. Гипотека составляет приблизительно 4/5 клетки и состоит из 3 послепоясковых пластинок (*1'''—3'''*), 1 антапикальной (*1''''*) и 1 вставочной (p_1).[32] Пластины *1'''* и *3'''* крупные,

---

[2] R. Saunders и J. Dodge (1984) с помощью электронной микроскопии выяснили текальную формулу рода *Thecadinium* (*Po, 3', 1a, 4", 5c, ?s, 3''', 1''''*), что позволило установить его систематическое положение.

[3] В данном случае мы придерживаемся терминологии E. Balech (1980), по которой антапикальной называют пластинку, прилежащую к борозде, т. е. околобороздковую, а вставочной — пластинку, не касающуюся ни пояска, ни борозды.



Строение гипотеки *Thecadinium kofoidii.*

Пластинки: 1'''—3''' — послепоясковые, 1'''' — антапикальная, p_1 — вставочная.

боковые, довольно легко отделяются от теки. Они округло-пятиугольной формы: *3'''* имеет вмятину с брюшной стороны, *2'''* располагается со спинной стороны клетки, имеет узкотреугольную форму, изогнута по ширине (см. рисунок), длина ее равна 2/3 длины боковых пластин (*1'''* и *3'''*). Все послепоясковые пластинки покрыты крупными, беспорядочно разбросанными порами. Пластинки *1''''* и p_1 узкотреугольной формы, изогнутые по длине, p_1 имеет ячеистую структуру.

Вид псаммофильный, обнаруживается обычно во влажном песке. Распространен у Британских о-вов: о-в Мен, побережья Великобритании (Dodge, 1985).

В заливе Петра Великого отмечен только в бухте Врангеля в поверхностном горизонте воды в начале мая при температуре 7.4 °С. Глубина в районе сбора составляла 13.5 м, грунт — илистый песок. Плотность популяции — около 3000 кл./л.

Для морей России отмечен впервые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Симакова Н. К., Орлова Т. Ю., Селина М. С. «Красный прилив», вызванный *Chattonella* sp. (*Raphydophyceae*) в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. 1990. № 5. С. 77—78.

Balech E. On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on cingular and sulcal plätes // An. Centro Cienc. Mar. Limnol. Univ. nac. Auton. Mexico, 1980. Vol. 7. N 1. P. 57—68.

Cummins J. M., Jones A. C., Stevens A. A. Occurrence of toxic bivalve molluscs during a *Gymnodinium breve* «red tide» // Manuscripts of American Fish. Soc. 1971. N 1. P. 112—116.

Dodge J. D. Marine dinoflagellates of the British Isles. London, 1985. 303 p.

Elbrachter M. On the taxonomy of unarmoured dinophytes (*Dinophyta*) from the Northwest African upwelling region // «Meteor» Forschungs-Ergebn. 1979. D. N 30. P. 1—22.

Estrada M. Phytoplankton distribution and composition of the coast of Galicia (northwest of Spain) // J. Planct. Res. 1984. Vol. 6. N 3. P. 417—434.

Fukyuo Y. Cysts of naked dinoflagellates // Fundamental studes of the effect of marine environment of the outbreaks of red tides: Reports of environmental science. B148-R14-8. Monbusho, 1982. P. 205—214.

Iizuka S. On occurrence of similar organisms to *Gymnodinium breve* Davis in Omura Bay // Bull. Plankt. Soc. Japan. 1975. Vol. 21. N 2. P. 109—114.

Kofoid C. A., Swezy O. The free-living unarmoured dinoflagellata // Mem. Univ. Calif. 1921. N 5. P. 1—564.

Saunders R. D., Dodge J. D. An SEM study and taxonomic revision of some armoured sand-dwelling marine dinoflagellates // Protistologica. 1984. Vol. 20. N 2. P. 271—283.

Sournia A. Une periode de poussees phytoplanctoniques pres de Nosy-Be (Madagascar) en 1971. Especes rares ou nouvelles du phytoplancton // Cah. ORSTOM. Ser. Oceanogr. 1972. Vol. 10. N 2. P. 151—159.

Sournia A. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 1. Paris, 1986. 219 p.

Steidinger K. A. A re-evalution of toxic dinoflagellate biology and ecology // Progr. Phycol. Res. Amsterdam, 1983. Vol. 2. P. 147—188.

Steidinger K. A., Badcock C., Mahmoudi B., Tomas C., Truby E. Conservative taxonomic characters in toxic dinoflagellate species identification // Red tides: Biology, environmental science and toxycology. N. Y., 1989. P. 285—288.

Takayama H. Gymnodinium breve Davis // Red tide organisms in Japan. An illustrated taxonomic guide. Tokio, 1990. P. 44—45.

Институт биологии моря
ДВО РАН
Владивосток
Камчатский институт экологии
и природопользования
Петропавловск-Камчатский

Получено 25 XI 1993

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.318.7 : 582 (571.6)

С. А. Волкова, Д. Д. Басаргин, П. Г. Горовой

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. A. VOLKOVA, D. D. BASARGIN, P. G. GOROVOY. CHROMOSOME NUMBERS IN REPRESENTATIVES OF SOME FAMILIES OF THE FLORA OF RUSSIAN FAR EAST

Приведены хромосомные числа (2n) для 13 видов растений из семейств *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Capparaceae*, *Fabaceae* и *Lamiaceae* на материале из Приморского и Хабаровского краев Амурской и Камчатской областей.

Apiaceae

Bupleurum komarovianum Lincz., **2n = 8.** Приморский край, Шкотовский р-н, на сопке в восточной части пос. Шкотово, Горовой, 1993.

B. sibiricum Vest, **2n = 64.**[1] Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Игнашино, на склонах в смешанном лесу, Волкова, Гавриленко, 1991.

B. triradiatum Adam ex Hoffm., **2n = 16.** Камчатская обл., Елизовский р-н, 25 км северо-западнее г. Елизово, с. Хутор, гора Маяк, у вершины горы, на щебнистых участках, Горовой, 1991.

Asteraceae

Saussurea amurensis Turcz., **2n = 52.** Хабаровский край, р-н им. Лазо, между поселками Мухен и Сидима, сырой луг возле мари, Басаргин, 1990; Приморский край, г. Владивосток, побережье Уссурийского залива, бухта Лазурная, сырой луг, Басаргин, 1991.

S. grandifolia Maxim., **2n = 26.** Приморский край, г. Владивосток, побережье Уссурийского залива, бухта Лазурная, разреженный широколиственный лес, Басаргин, 1991.

S. odontolepis (Herd.) Sch. Bip. ex Maxim., **2n = 26.** Хабаровский край, ЕАО, Облученский р-н, окр. пос. Биракан, южный безлесный крутой щебнистый склон Мраморной сопки, Басаргин, 1989.

S. parviflora (Poir.) DC., **2n = 26.** Хабаровский край, ЕАО, Облученский р-н, на сырых кочковатых лугах, у автотрассы Облучье—Сутара, Басаргин, 1991; Хабаровский край, р-н им. Лазо, окр. пос. Мухен, сырой вейниковый луг у берега р. Немты, Басаргин, 1991.

S. pulchella (Fisch.) Fisch., **2n = 26.** Приморский край, г. Владивосток, побережье Амурского залива, мыс Грозный, Басаргин, 1989.

---

[1] Уточненное число хромосом у этого образца 2n = 64 вместо приводившихся ранее (Волкова, Бойко, 1989) 2n > 60, 2n ≈ 60.

S. splendida Kom., 2n = 26. Хабаровский край, ЕАО, Облученский р-н, окр. пос. Биракан, сырой разнотравный луг у подножия Мраморной сопки, Басаргин, 1989.

Brassicaceae

**Megadenia speluncarum* Vorobiev, Worosch. et Gorovoi, 2n = 12. Приморский край, Партизанский р-н, хр. горы Чандалаз, у входа в пещеру «Мечта спелеолога», Дудкин, 1990.[2] [1]

Capparaceae

Polanisia dodecandra (L.) DC., 2n = 20. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, песчано-галечниковый берег р. Раздольной, Марин, 1988.

Fabaceae

Maackia amurensis Rupr. et Maxim., 2n = 18. Приморский край, г. Владивосток, пос. Трудовое, окр. шахты Подгороденка, широколиственный лес, Марин, 1988.

Lamiaceae

Perilla frutescens (L.) Britt. (= *P. ocimoides* L.), 2n = 40. Хабаровский край, р-н им. Лазо, окр. пос. Мухен, на заброшенной пашне, Басаргин, 1990.

Гербарные образцы исследованных растений хранятся в Тихоокеанском институте биоорганической химии ДВО РАН (г. Владивосток).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1810—1811.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток

Получено 10 I 1994

---

[2] Звездочка у вида означает, что число хромосом для таксона определено впервые.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 576.3

Techniques de cytogénétique végétale / J. Jahier, ed. Paris, 1992. (Методики цитогенетических исследований растений / Отв. ред. Ж. Жайе. Париж, 1992. 183 с.)

E. A. ZEMSKOVA. (*A REVIEW*). TECHNIQUES OF PLANT CYTOGENETICS / ED. BY J. JAHIER. PARIS, 1992

Книга «Методики цитогенетических исследований растений», изданная группой французских ученых, представляет большую ценность, так как в ней собраны методики, опубликованные в различных, не всегда доступных журналах. В книге впервые приводятся прописи цитологических и гистологических методов в приложении к конкретным ботаническим объектам. В этом состоит главное достоинство рецензируемой работы.

Методики, приведенные в книге, разработаны для изучения многих полезных растений и для объектов, важных в теоретическом отношении.

В разделе «Основные методы изучения хромосом» даны методики изучения митотических и мейотических хромосом для 30 видов растений из различных семейств: злаковых (*Gasteria, Hordeum, Lolium, Festuca*), бобовых (*Vicia, Trifolium*), розоцветных (*Malus, Prunus*), пасленовых (*Solanum, Nicotiana*) и др., имеющих практическое значение. Объектами, интересными в методологическом плане, являются представители семейств амариллисовых (*Haemanthus*) и сложноцветных (*Crepis*). Методика изучения хромосом в митозе и мейозе разработана также на грибах(*Ascomycetes* и *Basidiomycetes*).

Отдельные главы книги посвящены методам исследования пыльцы и зародышевого мешка, а также межвидовой гибридизации и методам получения полиплоидов.

В главе «Дополнительные методы исследования хромосом и ДНК» приведены методики дифференциальной окраски по Гимза и окраски нуклеотидспецифичными флуорохромами, метод гибридизации in situ на хромосомах с применением авторадиографии и флуоресценции. Дан анализ результатов, полученных при использовании методики цитофотометрии и авторадиографии.

Интересна глава «Пыльца и зародышевой мешок», которая знакомит нас с современными методами определения фертильности пыльцы с использованием окраски нуклеотидспецифичными флуорохромами. Этот метод более быстрый и точный по сравнению с известными ранее методами. В книге даны методики проращивания пыльцы in situ и in vitro и изучения результатов с применением методов флуоресценции и фазового контраста. Отдельная глава посвящена получению межвидовых гибридов методом культуры зародышей.

В главе «Получение полиплоидов» описывается методика получения полиплоидов действием колхицина in vivo и in vitro, а также действием протоксидазота на ряде сельскохозяйственных объектов. Приводится методика выявления и учета полиплоидов.

Книга снабжена большим количеством иллюстраций (цветных и черно-белых фотографий и рисунков), а также таблицами составов сред и растворов, используемых в данных методиках.

Книга предназначена для исследователей, работающих в области генетики, цитологии и эмбриологии растений.

Вышедший в свет сборник конкретизированных по объектам методов цитогенетических исследований вызывает большой интерес, и, очевидно, его нужно перевести на русский язык. Возможно, авторам следует подумать о периодическом выпуске подобных сборников или даже журнала, в котором публиковались бы модификации широко применяемых методов в приложении к конкретным ботаническим объектам.

Е. А. Земскова

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 I 1994

УДК 019.941 : 002.01 : 581.526.33 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 6

М. С. Боч, В. А. Смагин. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. Санкт-Петербург, 1993. 224 с. Тираж 600 экз.

B. M. MIRKIN, A. I. SOLOMESHCH. *M. S. BOTCH, V. A. SMAGIN.* FLORA AND VEGETATION OF MIRES IN THE NORTH-WEST RUSSIA AND PRINCIPLES OF THEIR PROTECTION. ST. PETERSBURG, 1993

Книга начинается с «Введения», где обсуждаются термины, используемые в болотоведении, характеристика районов исследования, собранного материала и методики. Читателю вновь предоставляется возможность вспомнить тот разнобой, который традиционно сопутствовал попыткам дать точное определение понятию «болото». Однако, дав обзор представлений и определений, авторы не предлагают семантически четкого описания понятия. Определив болото как «торфообразующую экосистему», они оговаривают возможность нарушения процесса торфонакопления экзогенными факторами (Арктика, высокогорья и некоторые другие «крайние условия») и допускают наряду с понятием «болото» понятие «заболачивающиеся земли» с небольшим (0.3—0.5 м) слоем торфа. Таким образом, и в этом варианте определения возможны болото без торфа и торф без болота.

Поскольку в природе не заложено никаких определений понятий и их привносит человек для удобства описания тех или иных явлений, вполне допустимо, опираясь на эмпирический опыт трактовки болот и использованный авторами принцип классификации Браун-Бланке, определить болото как экосистему, в составе которой преобладают сообщества 5 классов, исследованных авторами. Ими принята иерархия болотных экосистем, по Е. А. Галкиной, но с видоизмененной терминологией — болотный участок—урочище—болотный массив. Впрочем, затем в тексте авторы возвращаются к более расхожему у болотоведов термину «фация». Поскольку эпитет «болотный» при выборе терминов должен быть «вынесен за скобки», возможно, оптимальным вариантом названий для ступеней структурной иерархии болотных экосистем будет сайт—урочище—массив.

В основу монографии положены материалы, которые собирались в течение 1976—1990 гг. на территории Ленинградской, Псковской и Новгородской областей. Кроме того, были организованы маршруты по Эстонии, Латвии, Литве

и Калининградской обл. За годы исследований было выполнено 3.5 тыс. геоботанических описаний, проанализировано 6 тыс. образцов торфа, исследовано 350 болотных массивов.

Глава 1 «Природные условия» традиционна; рассмотрение основного материала начинается с главы 2 «Флористический состав болот», в которой сначала дается характеристика экологических факторов среды, определяющих состав болотной флоры. В качестве таковых указаны обильное увлажнение, недостаток кислорода, низкая теплопроводность, бедность азотом и минеральными веществами, подвижность («нарастаемость») субстрата, на котором обитают растения. Анализируется состав сосудистых растений, листостебельных мхов и печеночников (их общее число — соответственно 357, 127 и 35 видов). Наряду с оценкой встречаемости и численности (по всей вероятности, лучше говорить об обилии) приведены оценки верности видов болоту. Этот показатель отражает пестроту флоры болот как весьма гетерогенных ландшафтов, так как видов с высокой верностью болотам (III—V баллов) менее одной трети. Полезно бы было рассчитать аналогичный показатель раздельно по классам системы Браун-Бланке.

Анализируются широтные и долготные географические элементы: преобладающими во флоре болот являются бореальные и циркумполярные виды. По Б. А. Юрцеву оценивается степень равномерности распределения видов, их экологическая характеристика, включающая в себя анализ отношения к факторам богатства почвы и глубине залегания грунтовых вод (соответственно 4 и 5 групп видов) и амплитуды распределения видов по градиенту реакции (pH) болотных вод.

Центральной главой монографии является глава 3 «Синтаксономическая структура современной растительности болот» (ее объем — более 100 страниц).

Предложенная авторами классификация болот Северо-Запада России, в основу которой положено 3.5 тыс. геоботанических описаний, включает в себя 5 классов, 9 порядков, 14 союзов, 45 ассоциаций и 77 субассоциаций. Из них 5 ассоциаций описаны как новые. Основное внимание авторы уделяют анализу ассоциаций, характеристика которых дается по следующей схеме: диагностические виды, синонимы, морфология, систематика — внутриассоционная изменчивость, хорология, динамика и обеспеченность охраной. Для характеристики флористического состава синтаксонов приведены 33 фитоценотические таблицы, бóльшая часть из них — неполные синоптические таблицы, в которых оставлены только диагностические и высококонстантные виды. Исключение из таблиц видов с невысокой константностью ограничивает возможности их использования для сравнения с аналогичными материалами из других регионов.

В силу континуальности объекта классификации и неизбежного эффекта «множественности синтаксономических решений» любая синтаксономическая схема может быть предметом дискуссии. Именно в порядке дискуссии рецензенты считают полезным сформулировать следующие замечания по данной главе. Объем некоторых ассоциаций завышен, чрезмерно широк, так как доминирующим видам, многие из которых достаточно эвритопны, авторы по инерции доминантной системы придавали большее значение, чем группам диагностических видов, индицирующих те или иные экологические условия. Это относится к ассоциациям Betuletum humilis Fijalk 1959 и Myricetum galis Jonas 1932 (класс Alnetea glutinosae), Cladietum marisci Allorge 1922 (класс Phragmito—Magnocaricetea), Caricetum lasiocarpae Osvald 1923, Caricetum limosae Osvald 1923 (класс Scheuchzerio—Caricetea).

Не имея возможности в короткой рецензии подробно проанализировать все предложенные авторами синтаксономические решения, отметим лишь некоторые из них, показавшиеся нам наиболее спорными.

Субассоциации Betuletum humilis schoenetosum ferruginei и Myricetum galis droseretosum rotundifoliae не содержат в своем составе евтрофных видов класса

Alnetea glutinosae, поэтому отнесение их к данному классу не отражает их флористической и экологической специфики. Рецензенты полагают, что предпочтительнее их отнесение соответственно к классам Scheuchzerio—Caricetea (Caricetalia davallianae) и Oxycocco—Sphagnetea (Sphagnetalia magellanici).

Субассоциация Cladietum marisci drepanocladetosum intermedii отличается от субассоциации typicum по наличию группы видов класса Scheuchzerio—Caricetea и ослаблению диагностического блока класса Phragmito—Magnocaricetea. При этом группа диагностических видов класса Scheuchzerio—Caricetea настолько велика, что предпочтительнее было бы отнести данную субассоциацию к этому классу, а типичную субассоциацию оставить в классе Phragmito—Magnocaricetea.

К ассоциациям Caricetum lasiocarpae и Caricetum limosae помимо типичных отнесены сообщества, в которых *Carex lasiocarpa* и *C. limosa* встречаются с низкими постоянством и обилием. В некоторых сообществах, таких как Caricetum lasiocarpae фация Menyanthes trifoliata субассоциаций sphagnetosum papillosi и sphagnetosum riparii (табл. 41, колонки 6, 9), *Carex lasiocarpa* не встречается вовсе. Такие сообщества целесообразнее относить к другим ассоциациям или выделять как безранговые экотонные единицы.

Новая ассоциация Comaro—Caricetum lasiocarpae ass. nov. помещена в класс Phragmito—Magnocaricetea. Насколько можно судить по типовому описанию (табл. 21), эти сообщества вполне могут быть отнесены к ассоциации Caricetum lasiocarpae Osvald 1923 класса Scheuchzerio—Caricetea, так как при доминировании *Carex lasiocarpa* они содержат ряд мезотрофных и олиготрофных видов (*Menyanthes trifoliata, Comarum palustre, Eriophorum polystachyon, Oxycoccus palustris, Andromeda polifolia, Drosera rotundifolia*), типичных для класса Scheuchzerio—Caricetea и совершенно не свойственных евтрофным болотам класса Phragmito—Magnocaricetea.

К сожалению, авторы не всегда последовательно придерживались рекомендаций «Кодекса фитосоциологической номенклатуры» при формировании названий ассоциаций. Это касается следующих ассоциаций класса Vaccinietea uliginosi: Pinetum sphagnosum Kaks 1914; Sphagnetum betulo—caricosum Kaks 1914; Sphagnetum magnopinosum Filatov et Jurev 1913; Sphagnetum betulo—pinosum Filatov et Jurev 1913. По всей видимости, некоторые из сообществ, отнесенных авторами к этим ассоциациям, могут быть отнесены к валидно описанным ассоциациям: Vaccinio uliginosi—Pinetum Kleist 1923; Chamaedaphno—Pinetum Kustova 1987.

В следующей главе «Палеофитоценозы болот и динамика болотной растительности в голоцене» опыт классификации растительности по системе Браун-Бланке распространен также и на торфа, что позволяет очень выигрышно представить результаты их ботанического анализа, хотя вряд ли типы торфов стоило называть синтаксонами. Традиционное использование термина «тип торфа» вовсе не исключает возможности их табличной характеристики с приведением диагностических видов. В целом же эта глава заслуживает самой высокой оценки, в том числе раздел о динамике растительности на болотах, написанный на основе многократных учетов растительности на постоянных площадках в течение 10—13 лет. Данные, накопленные М. С. Боч, уникальны.

В главе 5 «Районирование болот» авторы вполне обоснованно подчинили болотные районы ландшафтным округам, выделенным А. Г. Исаченко. Районы охарактеризованы лаконично, но информативно.

В главе 6 «Антропогенное влияние на растительность болот и проблемы их охраны» содержится описание антропогенных смен под влиянием частичной мелиорации, пожаров, евтрофикации, посещений болот человеком, строительных сооружений, пастьбы. Экономический эффект от преобразования, по мнению авторов, ничтожен, и потому они обоснованно обсуждают проблему охраны болот в существующем состоянии, что позволяет решать водохозяй-

ственные, ресурсоохранные, лечебные, рекреационные, научные и другие проблемы. Кратко обсуждаются результаты проекта «Телма», российская группа которого составила список из 305 болот (общей площадью в 1.5 млн га); эти болота должны стать объектами охраны. Приводится список особо охраняемых территорий для областей Северо-Запада России с указанием видов, включенных в «Красную книгу СССР», и территорий, вместе с которыми они должны охраняться.

Надо констатировать, что авторы создали для Министерства экологии России уникальный прецедент научного обоснования организации охраны природы важнейшего ботанического и ландшафтного объекта. Доля особо охраняемых территорий в нашей стране ниже, чем в ФРГ или США, в десятки раз; остается надеяться на то, что природоохранные ведомства России будут широко использовать наработки авторов монографии.

Краткое «Заключение» содержит основные выводы из работы.

Общая оценка монографии — высокая; эта небольшая по объему книга включает в себя итоги исследований на основе огромного фактического материала, собранного с необычайной тщательностью и интерпретированного с блестящим знанием природы. В особенности радует появление такого рода книги в наше трудное время.

Б. М. Миркин, А. И. Соломещ

Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 31 I 1994

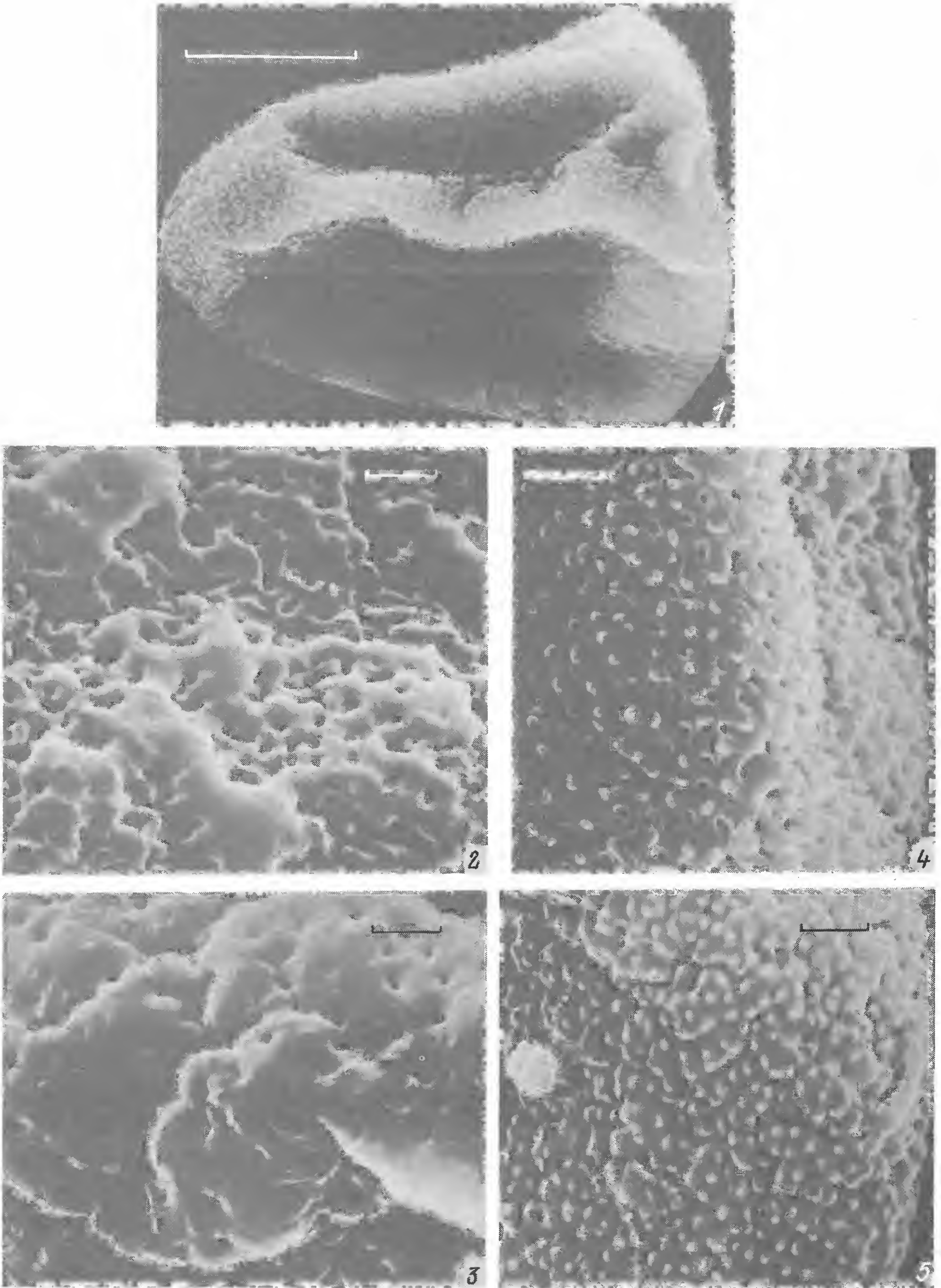
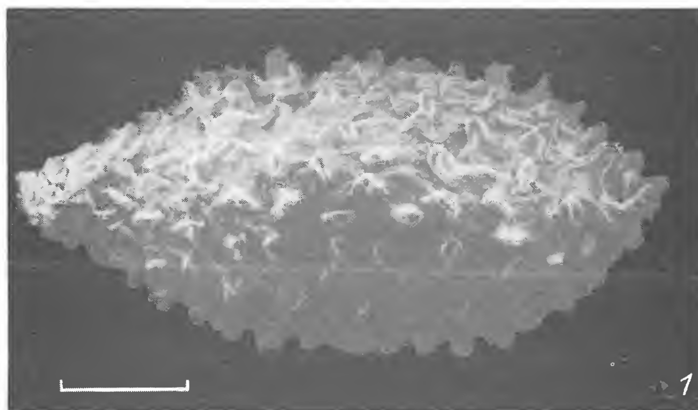


Таблица. Ультраструктура пыльцевых зерен *Eriophorum* (СЭМ).

1 — *E. polystachyon*, общий вид пыльцевого зерна; скульптура поверхности: *2* — *E. virginicum*, *3* — *E. crinigerum*, *4* — *E. humile*, *5* — *E. comosum*. Масштабная линейка: *1* — 10; *2—5* — 1 мкм.



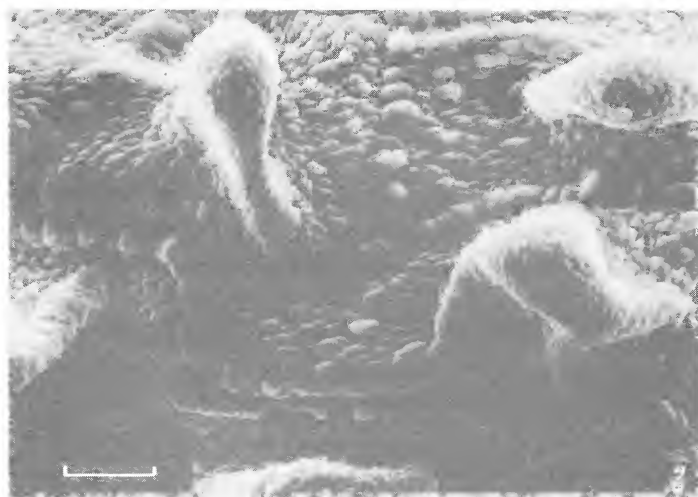
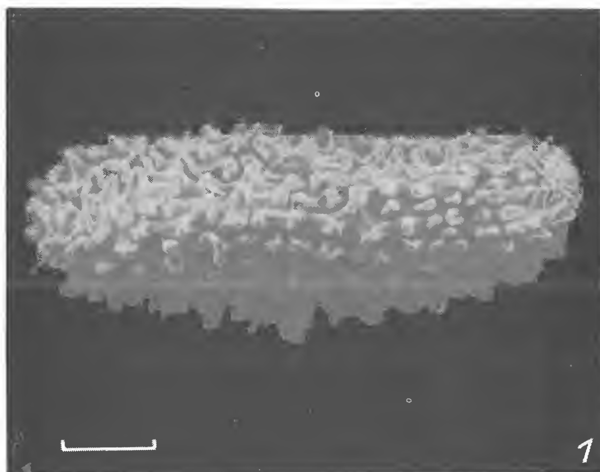


Таблица I. Общий вид (*1*) и фрагмент поверхности (*2*) семян *Penthorum chinense*.
Масштабная линейка: *1* — 100; *2* — 10 мкм.



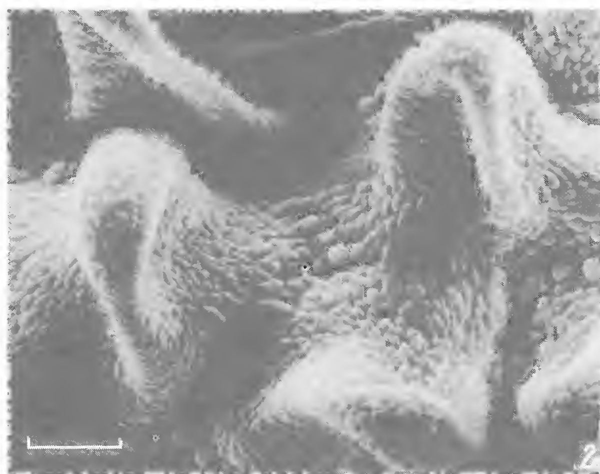


Таблица II. Общий вид (*1*) и фрагмент поверхности (*2*) семян *Penthorum sedoides*.
Масштабная линейка: *1* — 100; *2* — 10 мкм.

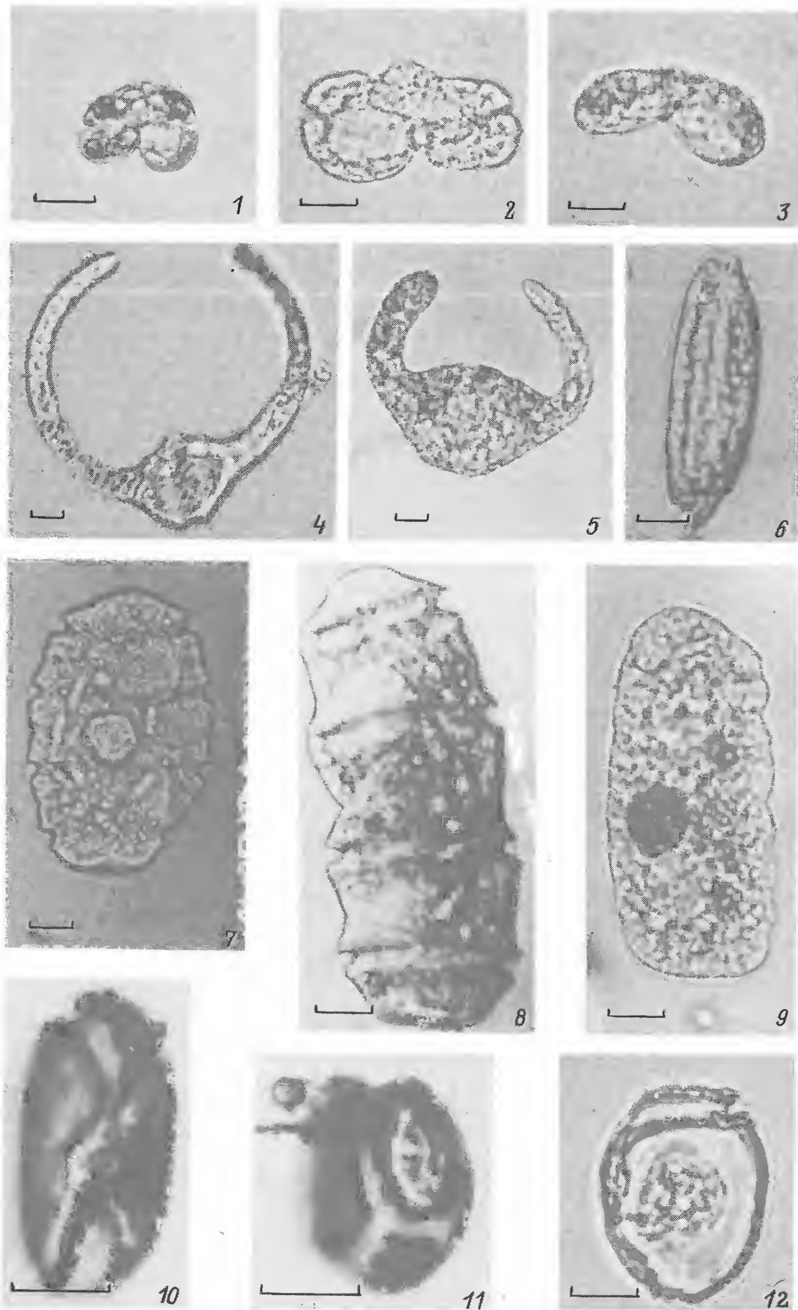


Таблица.

1—3 — *Gymnodinium breve*: *1* — клетка со спинной стороны, *2*, *3* — клетки «butterfly»-типа со спинной стороны (*2*) и со стороны апекса (*3*); *4*, *5* — *Pseliodinium vaubanii*, разные клетки; *6* — *Torodinium robustum*; *7—9* — *Polykrikos kofoidii*: *7* — вид с брюшной стороны, *8* — вид со спинной стороны, *9* — клетка после фиксации; *10—12* — *Thecadinium kofoidii*: *10* — вид с брюшной стороны, *11* — вид сверху, *12* — вид с левого бока. Масштабная линейка: *1—12* — 10 мкм.

CONTENTS

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 6. С. 1—128